АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 61

4

АПРЕЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1976

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 537.533.35 : 581.49 ; 582.42/.47

А. Е. Васильев, Г. В. Васильева

УЛЬТРАСТРУКТУРА УСТЬИЧНОГО АППАРАТА ГОЛОСЕМЕННЫХ (В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ УСТЬИЧНЫХ ДВИЖЕНИЙ)

A. E. VASSILYEV, G. V. VASSILYEVA. THE ULTRASTRUCTURE OF THE STOMATAL APPARATUS IN GYMNOSPERMS (WITH SPECIAL REFERENCE TO THE STOMATAL MOVEMENTS)

Исследована тонкая структура замыкающих клеток (ЗК) и околоустьичных клеток листьев и (у *Ephedra*) междоузлий у представителей 13 родов голосеменных, относящихся к 11 семействам. Оболочка ЗК у большинства родов сильно и неравномерно утолщена за счет отложения вторичного слоя с радиально расположенными микрофибриллами. Поры и плазмодесмы в стенках ЗК отсутствуют. ЗК богаты цитоплазмой, насыщенной энергетическими органеллами — хлоропластами и митохондриями. Хлоропласты крупные (до 10 мкм), всегда содержат крахмальные зерна, число которых значительно выше, чем в хлоропластах хлоренхимы и эпидермы. У большинства родов хлоропласты имеют мощные (до 40 тилакоидов) широкие граны неправильной формы. У *Ephedra*, *Araucaria*, *Pinus* и *Metasequoia* граны узкие, небольшие. Типичные межгранные тилакоиды и периферический ретикулум в хлоропластах ЗК обычно отсутствуют. В целом ЗК голосеменных выглядят наиболее метаболически активными из всех типов клеток листа. Эндоплазматический ретикулум в зрелых ЗК не развит, аппарат Гольджи не активен, микротела редки. Встречаются периферические микротрубки. Ядро не отличается по размеру и строению от ядер остальных клеток листа. В листьях, еще не закончивших рост, а также у зимующих зрелых листьев в цитоплазме ЗК встречается агранулярный трубчатый ретикулум. Околоустьичные клетки бедны цитоплазмой и содержат мало хлоропластов и митохондрий. Тургор в ЗК голосеменных, как и у покрытосеменных, очевидно, регулируется путем активного транспорта (поглощения и секреции) катионов ЗК. Нейтрализация положительного заряда катионов обеспечивается анионами органических кислот, синтезируемых самими ЗК. Энергетические потребности ЗК, по-видимому, удовлетворяются за счет внутренних источников (фотосинтеза и дыхания самих ЗК). Раскрывание и закрывание устьиц осуществляются сходно с этими процессами у злаков.

В последнее время появился ряд работ (Allaway, Setterfield, 1972; Singh, Srivastava, 1973; Мирославов, 1974, и др.) по ультраструктуре замыкающих клеток (ЗК) устьиц у различных видов покрытосеменных растений (однодольных и двудольных). Эти работы позволили более обоснованно судить о механизме устьичных движений и прежде всего о механизме регуляции тургорного давления в ЗК, изменения которого ответственны за открывание и закрывание устьиц. К сожалению, подробное описание тонкого строения устьичного аппарата голосеменных до сих пор отсутствует. В двух имеющихся работах по *Pinus* (Campbell, 1972; Walles и др., 1973) описание ультраструктуры устьиц не было основной задачей. Между тем устьичный аппарат голосеменных весьма своеобразен и относится к особому типу — типу голосеменных. Ранее нами (Васильев, Васильева, 1974) было дано краткое описание ультраструктуры ЗК листьев *Araucaria* и *Agathis*. В настоящей работе приводятся результаты исследования устьиц у 13 родов голосеменных, относящихся к 11 семействам и охватывающих основные группы этого отдела высших растений.

Материал и методика

Ультраструктура устьиц исследовалась у представителей всех семейств современных голосеменных за исключением сем. *Welwitschiaceae* и *Sciadopytiaceae* (см. таблицу). Материалом служили зрелые и почти зрелые листья и (у *Ephedra*) междоузлия, собранные летом. У *Pinus*, кроме того, исследовались устьица молодой хвои, только выходящей из влагалища при распускании почек, а также зимующей (декабрьской) хвои.

Перечень исследованных видов голосеменных и происхождение материала

Вид	Семейство	Порядок	Происхождение материала
Cycas circinalis L.	*Cycadaceae*	*Cycadales*	Оранжерея БИН АН СССР, Ленинград
Stangeria eriopus (Kuntze) Nash	»	»	То же
Ephedra procera Fisch. et C. A. Mey.	*Ephedraceae*	*Ephedrales*	» »
Gnetum gnemon L.	*Gnetaceae*	*Gnetales*	» »
Ginkgo biloba L.	*Ginkgoaceae*	*Ginkgoales*	Никитский ботанический сад, Ялта.* оранжерея БИН АН СССР, Ленинград
Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze	*Araucariaceae*	*Coniferales*	Оранжерея БИН АН СССР, Ленинград
Agathis obtusa (Lindl.) Morrison	»	»	То же
Podocarpus macrophyllus (Thunb.) D. Don	*Podocarpaceae*	»	» »
Cephalotaxus drupacea Siebold et Zucc.	*Cephalotaxaceae*	»	Никитский ботанический сад, Ялта,* оранжерея БИН АН СССР, Ленинград
Taxus baccata L.	*Taxaceae*	»	То же
Pinus sibirica Du Tour	*Pinaceae*	»	Ботанический сад БИН АН СССР, Ленинград
Metasequoia glyptostroboides Hu et Cheng	*Taxodiaceae*	»	Никитский ботанический сад, Ялта *
Thujopsis dolabrata (L. f.) Siebold et Zucc.	*Cupressaceae*	»	Оранжерея БИН АН СССР, Ленинград

* За предоставление фиксированного материала приносим глубокую благодарность Ю. В. Гамалею.

Фиксация проводилась в солнечную погоду в утренние часы, когда устьица открыты (Kaufmann, 1927). Изучались устьица средней части листа. Одновременно для сравнения исследовалась ультраструктура основных клеток эпидермы и клеток мезофилла. Фиксация проводилась глутаральдегидом-осмием в тепле, заливка — в эпон. Наличие лигнина в клеточных оболочках выявлялось с помощью сафранина и флороглюцина с соляной кислотой (под световым микроскопом). Устьичный аппарат изучался на ультратонких парадермальных (сделанных параллельно поверхности листа), поперечных и продольных (параллельных длинной оси ЗК) срезах эпидермы. Исследование проводилось с помощью электронного микроскопа Джем-7А.

Результаты исследования

У большинства исследованных родов устьица сильно погруженные (рис. 1), ЗК прикрыты с поверхности побочными клетками, образующими границы узкой надустьичной ямки, заполненной воском. У *Stangeria* устьица погружены слабо, а у *Gnetum* располагаются вровень с клетками эпидермы. ЗК похожи по форме на таковые у злаков (тип злаков), но значительно крупнее: длина их достигает 80 мкм, тогда как у злаков и вообще

у покрытосеменных она обычно составляет около 30 мкм. Однако у *Gnetum* ЗК мелкие (около 30 мкм). Они имеют приближенно гантелевидную форму, в нерасширенной части сплющены сверху вниз и на медианном поперечном срезе выглядят как два эллипса, расположенные наклонно по отношению друг к другу и к поверхности листа. Поэтому в закрытом устьице они соприкасаются очень небольшой поверхностью, ограниченной кутикулярным гребнем оболочки (рис. 1), что отличает их от устьиц покрытосеменных. В расширенных концах ЗК на поперечном срезе листа имеют форму прямоугольных треугольников с общей стенкой, расположенной перпендикулярно поверхности листа (рис. 3, см. вклейку).

Оболочка ЗК у большинства родов сильно и неравномерно утолщена и лигнифицирована. Наибольшей толщиной (до 10 мкм) отличается спинная (верхняя) стенка. В ней можно различить 3 слоя: тонкую (0.3—0.4 мкм) оболочку латеральной побочной клетки, наружную первичную оболочку ЗК толщиной 0.4—0.5 мкм, имеющую гранулярную текстуру, и мощную вторичную (внутреннюю) одревесневшую оболочку ЗК фибриллярной текстуры (рис. 1). Микрофибриллы в последней располагаются радиально по отношению к оси ЗК.

Весьма своеобразно вторичное утолщение спинной стенки ЗК у *Araucaria* (рис. 7, см. вклейку) и *Agathis*. Оно состоит из параллельных ламелл, число которых достигает 20, неодинаковых по ориентации и густоте микрофибрилл: узких (0.1—0.2 мкм) с густо расположенными продольными фибриллами и широких (0.3—0.6 мкм), содержащих рыхло расположенные и поперечно и наклонно ориентированные фибриллы. Узкие ламеллы чередуются с широкими. Этот слой оболочки ЗК по текстуре напоминает колленхиму (Roland, 1966) и вторичную оболочку ситовидных элементов *Pinus* (Srivastava, 1969). Ламеллы ориентированы радиально по отношению к оси ЗК. Такие же ламеллы характерны и для вторичной оболочки общей (вертикальной) стенки (в зоне краевых расширений ЗК), однако здесь они следуют вертикально; они есть и в задних, граничащих с полярными побочными клетками стенках ЗК, но общая толщина стенки здесь меньше (не более 2.5 мкм). У других исследованных родов ламеллы в оболочке ЗК не наблюдаются.

Наибольшей (до 10 мкм) толщиной спинной стенки характеризуются *Cycas* и *Stangeria*, несколько меньшей (до 8 мкм) — *Araucaria*, *Agathis*, *Podocarpus* и *Thujopsis*, еще меньшей (4—5 мкм) — *Ephedra*, *Cephalotaxus*, *Taxus* и *Pinus*, у *Metasequoia* она составляет 3 мкм. Минимальную толщину (2—2.5 мкм) имеют спинные стенки ЗК у *Gnetum* и *Ginkgo*, обладающих тонкими и плоскими листьями.

Брюшная (нижняя) и общая (вертикальная) стенки ЗК также обычно утолщены, но заметно меньше (не более 5 мкм), чем спинная; в одревесневающем вторичном утолщении их хорошо видны густо расположенные параллельные микрофибриллы. Однако у *Ephedra*, *Gnetum* и *Metasequoia* вторичное утолщение здесь не выражено, а у *Gnetum* и *Ginkgo* эти стенки не лигнифицируются. В вертикальной стенке обычно четко выявляется срединная пластинка, имеющая вид темной линии.

В клеточной оболочке ЗК голосеменных обычно различают так называемые суставы (Hautgelenk) — менее утолщенные и нелигнифицированные ее участки. Один из них находится в области щели (несколько ниже кутикулярного гребня), другой — на противоположной стороне, в зоне контакта ЗК с латеральной побочной и хлоренхимной клетками. В целом клеточные оболочки ЗК у голосеменных обычно заметно толще, чем у остальных паренхимных клеток листа, и значительно толще, чем у ЗК покрытосеменных. Исключение составляет *Gnetum*, который по толщине стенок ЗК (как впрочем и по некоторым другим признакам их строения) приближается к покрытосеменным. Более тонкие по сравнению с другими голосеменными оболочки имеют ЗК *Ginkgo* и *Metasequoia*.

Поры и плазмодесмы в стенках сформированных ЗК у всех исследованных родов отсутствуют. Спинная стенка ЗК, ограничивающая «дно» надустьичной ямки, покрыта кутикулой, непрерывной с кутикулой побочных



Рис. 1. Фрагмент устьица *Cephalotaxus drupacea* Siebold et Zucc. на медианном поперечном срезе (схема).

бс — брюшная стенка замыкающей клетки, *в* — вакуоля, *д* — диктиосома, *к* — кутикула, *кг* — кутикулярный гребень, *км* — клетка мезофилла, *лк* — липидная капля, *лп* — латеральная побочная клетка, *м* — митохондрия, *ня* — надустьичная ямка, *пл* — плазмалемма, *пп* —подустьичная полость, *сс* — спинная стенка замыкающей клетки, *хл* — хлоропласт, *я* —ядро.

клеток (рис. 1). Однако здесь у всех родов она в несколько раз тоньше, чем у основных клеток эпидермы и околоустьичных клеток (обычно не превышает 0.8, чаще же составляет 0.2—0.3 мкм). Иногда в ней, как и в кутикуле основных клеток, выявляются фибриллы, то образующие рыхлую сеть, то располагающиеся параллельно поверхности, а у *Araucaria* и (редко) у *Thujopsis*, кроме того, — кристаллы оксалата кальция. Толщина кутикулы увеличивается в области устьичной щели, здесь образуется кутикулярный гребень толщиной обычно 1.5—2.5 мкм (у *Stangeria* до 6, у *Cephalotaxus* — 0.7 мкм). При закрывании устьица контакт ЗК устьичного аппарата осуществляется только по гребню. Глубже гребня, на брюшную стенку, кутикула обычно не распространяется.

По ультраструктуре содержимого ЗК у исследованных голосеменных в общем сходны. В зрелом листе они значительно богаче цитоплазмой, чем остальные клетки эпидермы и клетки мезофилла. Центральная вакуоля у ЗК большинства родов обычно отсутствует. Она обнаружена (в некоторых ЗК) только у *Cycas*, *Ephedra*, *Gnetum* и *Pinus*, однако и здесь слой постенной цитоплазмы довольно широкий. Обычно же ЗК содержат многочисленные вакуоли различного размера, часто разделенные очень узкими (без крупных органелл) тяжами цитоплазмы (рис. 2). Степень вакуолизации варьирует даже в пределах одного вида и, по-видимому, находится в обратной зависимости от количества крахмала в пластидах: при сильном крахмалонакоплении вакуоли обычно мелкие, немногочисленные, при слабом они значительно крупнее, их больше. В отличие от остальных клеток эпидермы и многих клеток мезофилла содержимое вакуолей, как правило, лишено таннинов. В нем рассеяны своеобразные сферические гранулы (рис. 2) с четким контуром и диаметром от 0.05 до 0.3 мкм (редко до 1 мкм). Они имеют некоторое сходство с гранулами в вакуолях ЗК *Opuntia* (Thomson, de Journett, 1970). Гранулы более многочисленны у *Araucaria*, *Agathis* и *Taxus*. Кроме того, вакуоли в некоторых случаях содержат крупные (до 10 мкм) липидные включения, такие же, какие характерны для гиалоплазмы. Редко наблюдаются картины перехода от гранул к липидным включениям.

В центре ЗК находится слегка вытянутое, реже сферическое (*Stangeria*, *Ephedra*, *Ginkgo*) ядро, далеко не доходящее до расширенных частей ЗК (рис. 2), что отличает их от гантелевидных ЗК злаков, у которых ядро простирается по всей длине клетки. По размеру и строению ядро ЗК не отличается от ядер клеток мезофилла. Оно содержит многочисленные, связанные друг с другом глыбки гетерохроматина, образующие густую сеть, и маленькие (около 1 мкм) ядрышки.

Цитоплазма ЗК насыщена пластидами и митохондриями (рис. 2). Пластиды представлены хлоропластами с хорошо развитой системой тилакоидов, включающей граны. На полярный поперечный (в области расширения) срез ЗК обычно насчитывается 4—7 пластид, на медианный парадермальный срез — 6—13. Хлоропласты ЗК всегда содержат крахмальные зерна, число и размер которых в пределах одного вида и между родами значительно колеблются. Наибольшее число (до 40) зерен содержится в пластидах ЗК у *Cycas*, *Stangeria*, *Podocarpus*, несколько меньше (до 20) — у *Ephedra*, *Gnetum*, *Ginkgo*, *Agathis*, *Cephalotaxus* и *Taxus*, еще меньше (до 10) — у *Araucaria*, *Pinus*, *Metasequoia*; у *Thujopsis* обычно число крахмальных зерен не превышает 5. Наибольшее крахмалонакопление при фиксации материала в полуденные часы, когда устьица, очевидно, открыты, обнаружено в некоторых ЗК у *Araucaria* и *Metasequoia*; крахмальные зерна в это время заполняли всю строму и граны становились плохо различимыми (рис. 5, *в*, см. вклейку). Однако и в этом случае в отличие от амилопластов гексагональная упаковка крахмальных зерен при их контакте друг с другом всегда отсутствовала. Интересно, что у *Araucaria* крахмалонакопление в хлоропластах ЗК в летний период при фиксации в одно и то же время (ранее полудня) и в одинаковых метеорологических условиях (солнце, умеренно теплая погода), когда устьица, очевидно, открыты, сильно варьировало. У остальных голосеменных в хлоропластах ЗК в дневные часы наблюдалось умеренное крахмалонакопление (в строме сохранялись довольно значительные промежутки, не занятые крахмалом).

В отличие от пластид ЗК хлоропласты мезофилла (рис. 4, см. вклейку) и основных клеток эпидермы, как правило, несут по одному крахмальному зерну (никогда не более 2—3) и часто вообще лишены крахмала.

Хлоропласты ЗК имеют довольно крупные размеры. В большинстве случаев их длина составляет 3—5, ширина 1.0—2.5 мкм. Однако у *Cycas*, *Stangeria* (рис. 5, *а*), *Ginkgo*, *Podocarpus* хлоропласты ЗК обычно весьма длинные и узкие (длина до 10, ширина до 1.5—2 мкм). Удлиненные (но в несколько меньшей степени) пластиды характерны и для ЗК *Taxus*. У *Agathis*, *Cephalotaxus*, *Pinus*, *Thujopsis* они более широкие, эллипсои-



Рис. 2. Замыкающие клетки устьица *Agathis obtusa* (Lindl.) Morrison на медианном парадермальном срезе (схема).

в — вакуоля, *д* — диктиосома, *кз* — крахмальное зерно, *лв* — липидное включение, *м* — митохондрия, *мк* — микротело, *оз* — оболочка замыкающей клетки, *оо* — оболочка околоустьичной клетки, *пл* — плазмалемма, *пп* — подустьичная полость, *хл* — хлоропласт, *эр* — элемент эндоплазматического ретикулума, *я* — ядро, *яд* — ядрышко.

дальные; наконец, у *Ephedra* (рис. 5, *б*), *Araucaria* (рис. 5, *в*), *Metasequoia* они часто почти сферические. Форма и размер хлоропластов ЗК коррелируют с формой и размером хлоропластов мезофилла. В целом хлоропласты ЗК несколько меньше хлоропластов мезофилла по длине и заметно меньше по ширине.

Для мембранной системы хлоропластов ЗК голосеменных, как и для хлоропластов мезофилла большинства исследованных родов, характерны отсутствие или слабая выраженность типичных (изолированных друг от друга) межгранных тилакоидов и неправильная форма гран: тилакоиды, слагающие граны, располагаются в них уступами и имеют неодинаковый диаметр, граны связаны тилакоидами, собранными в небольшие (по 2, реже по 3) группы со слитыми смежными мембранами. Часто у соседних гран некоторые тилакоиды оказываются общими, и вся мембранная система хлоропласта принимает вид одной крупной граны (рис. 5, *а*). Типичный периферический ретикулум в хлоропластах ЗК, как и в пластидах мезофилла, обычно выражен очень слабо или совсем отсутствует. Однако у *Cycas*, *Stangeria*, *Araucaria* и *Agathis* непосредственно под пластидной оболочкой иногда выявляется несколько параллельных тилакоидов, расположенных изолированно от системы гран; смежные мембраны в таких тилакоидах не сливаются друг с другом, как в гранах.

У большинства исследованных голосеменных хлоропласты ЗК имеют мощные (до 40 тилакоидов) широкие граны, собранные в 1—3 группы и заполняющие основную часть площади среза пластиды. Они ориентированы вдоль длинной оси хлоропласта. Крахмальные зерна обычно располагаются по сторонам от гранальных групп. Особенно сильное развитие системы тилакоидов характерно для хлоропластов ЗК *Cycas* и *Stangeria* (рис. 5, *а*). Однако у *Ephedra*, *Araucaria*, *Pinus* и *Metasequoia*, имеющих в ЗК более мелкие и слабо удлиненные хлоропласты, система тилакоидов развита заметно слабее. Пластиды здесь содержат узкие небольшие (3—10, редко до 25 тилакоидов) граны, часто располагающиеся без определенной ориентации и занимающие сравнительно небольшую часть площади среза органеллы (рис. 5, *б*, *в*). Крахмальные зерна располагаются в строме также без видимого порядка.

Обычно характер расположения и степень развития мембранной системы у хлоропластов ЗК коррелируют с хлоропластами мезофилла у данного вида; но в общем в хлоропластах ЗК тилакоиды, как правило, не занимают столько места, сколько в пластидах мезофилла. В ЗК листьев, еще не совсем закончивших рост, тилакоидов меньше, чем в ЗК зрелых листьев.

В строме хлоропластов ЗК, обычно заметно более плотной, чем гиалоплазма, находятся осмиофильные пластоглобулы. Занимаемая ими площадь и характер расположения у разных родов различны. У большинства они довольно мелкие, одиночные, редкие. Особенно мало пластоглобул у *Ephedra*, *Pinus* и *Metasequoia*, имеющих хлоропласты с менее развитой, чем у остальных голосеменных, мембранной системой. У *Cycas*, *Stangeria* (рис. 5, *а*) и *Agathis* они крупнее и занимают бóльшую площадь. У двух первых родов, а также у *Ginkgo* и *Podocarpus* они собраны в группы. Как правило, пластоглобулы в ЗК развиты сильнее, чем в мезофилле. У зрелых листьев с возрастом число и размер их увеличиваются.

У *Cycas*, *Stangeria*, *Agathis*, *Podocarpus*, *Cephalotaxus*, *Pinus* и *Thujopsis* к оболочке хлоропластов ЗК на небольшом протяжении примыкает цистерна гранулярного ретикулума (рис. 2, 5, *а*), однако типичные перипластидные футляры из ретикулума не образуются. Такие же цистерны характерны и для хлоропластов мезофилла этих растений.

Митохондрии весьма многочисленны: в зоне расширений ЗК их может насчитываться 10—40 на поперечный срез клетки и до 40—70 — на медианный парадермальный срез (рис. 2). Часто они заполняют почти все пространство в цитоплазме, не занятое пластидами и липидными включениями, и располагаются настолько тесно, что между ними не остается промежутка, достаточного для размещения одной органеллы (рис. 6, *а*, *б*, *в*,

см. вклейку). В целом насыщенность ЗК митохондриями заметно выше, чем в остальных клетках листа, и выше, чем у покрытосеменных. Однако у *Gnetum* митохондрий в ЗК сравнительно немного (10—15 на медианный парадермальный срез клетки), т. е. столько же, сколько и в ЗК покрытосеменных. Форма митохондрий обычно эллипсоидальная (меньший диаметр составляет 0.4—0.7 мкм), реже палочковидная (длина до 4 мкм).

По структуре митохондрии ЗК не отличаются от митохондрий мезофилла: они содержат хорошо развитые (густо расположенные и длинные) кристы, иногда слегка раздутые, и интрамитохондриальные гранулы. У *Ephedra* и *Taxus* кристы в митохондриях ЗК могут быть развиты даже сильнее, чем в мезофилле. Более короткие и редкие кристы характерны для митохондрий ЗК (и других клеток листа) *Thujopsis*.

ЗК голосеменных, как и клетки мезофилла, содержат микротела (рис. 2). Обычно их в несколько раз меньше, чем митохондрий (до 5 на медианный парадермальный срез клетки); встречаются они часто не на всех срезах клеток и реже, чем в мезофилле. Их заметно больше у *Cycas* и *Ephedra*, очень мало у *Taxus*. Они связаны или не связаны с хлоропластами.

Гиалоплазма ЗК обычно прозрачная, рибосом мало, они собраны в полисомы. Для ЗК *Araucaria*, *Agathis*, *Podocarpus*, *Taxus* и *Pinus* характерны крупные (до 10 мкм) липидные включения (рис. 2), занимающие значительную часть площади среза цитоплазмы. От гиалоплазмы они не отделены отчетливой мембраной. У *Podocarpus* и *Taxus* включения гетерогенные. Более мелкие (до 2—3 мкм) многочисленные липидные включения встречаются в гиалоплазме ЗК *Cephalotaxus* (рис. 1) и *Thujopsis*. У остальных исследованных родов они значительно более редки. Иногда липидные включения располагаются и в вакуолях (*Cycas*, *Gnetum*, *Podocarpus*).

Аппарат Гольджи состоит из очень редких (0—3 на срез клетки) и неактивных (мало пузырьков!) диктиосом (рис. 8, см. вклейку). У некоторых диктиосом в ЗК *Araucaria*, *Agathis* и *Pinus* встречаются крупные прозрачные пузырьки. Эндоплазматический ретикулум почти не развит. Он представлен редкими и короткими гранулярными цистернами, часть которых у некоторых родов приурочена к хлоропластам (см. выше). В ЗК не закончивших рост листьев эндоплазматический ретикулум развит сильнее, встречаются агранулярные элементы в виде трубок; аппарат Гольджи выглядит активным.

ЗК содержат микротрубки, приуроченные к плазмалемме (рис. 9, см. вклейку). В других типах клеток зрелого листа они не обнаружены. В ЗК развивающихся листьев они более многочисленны и встречаются не только у плазмалеммы, но и в удалении от нее. Особенно много трубок в области гребня. Плазмалемма представлена симметричной мембраной, обычно она имеет неправильный контур (содержит инвагинации), однако ломасомы редки.

В ЗК молодой хвои *Pinus* (только выходящей из влагалища брахибласта) наблюдается довольно сильное развитие агранулярного ретикулума, образующего густую сеть трубок диаметром 35—40 нм. Аппарат Гольджи очень активный, диктиосомы образуют большое число пузырьков Гольджи диаметром 120—180 нм, часть которых содержит темную гранулу в центре. В пластидах начинают формироваться граны, тилакоиды расширены, много крахмала. Встречаются мультивезикулярные тела и обычные липидные капли диаметром 0.6—1 мкм. Рибосомы многочисленные.

В ЗК зимующей хвои *Pinus* увеличивается содержание липидных включений, у части хлоропластов раздуваются тилакоиды, количество крахмала резко уменьшается, аппарат Гольджи выглядит активным. Как и в остальных клетках хвои, довольно сильно развивается трубчатый агранулярный ретикулум. У *Araucaria* и *Agathis* в зимний период, когда видимый рост растений в оранжерее прекращается, заметные изменения в ультраструктуре ЗК не наблюдаются. Хлоропласты ЗК накапливают много крахмала, тогда как в пластидах мезофилла крахмал в это время отсутствует.

Околоустьичные клетки (побочные и венечные) имеют в общем такую же структуру, как и основные клетки эпидермы (см. Васильева, Васильев, 1974). С поверхности они покрыты довольно толстым слоем кутикулы, особенно мощным (до 4—8 мкм) у *Araucaria*, *Agathis* и *Taxus*. Более тонкая кутикула характерна для *Stangeria* и *Ephedra* (1.5—2 мкм), *Ginkgo* (0.7 мкм), *Metasequoia* (0.2—0.3 мкм). В кутикуле *Araucaria*, *Agathis* и *Cephalotaxus* наблюдаются призматические кристаллы оксалата кальция размером обычно меньше 1 мкм. Наружная стенка околоустьичных клеток, как и клеток эпидермы, может быть заметно утолщена по сравнению с остальными стенками. Особенно это характерно для *Pinus*. Здесь наружная стенка претерпевает вторичное утолщение, достигающее 8.5 мкм. Менее утолщена наружная стенка околоустьичных клеток у *Cycas*, *Stangeria*, *Ephedra*, *Ginkgo* и *Metasequoia*. У остальных исследованных родов она не утолщается. У *Metasequoia* в ней наблюдаются кристаллы оксалата кальция, у *Araucaria*, *Agathis* и *Cephalotaxus* кристаллы встречаются во всех стенках клеток эпидермы, у первого рода их заметно больше, чем у двух остальных. При утолщении наружной стенки небольшая часть ее, прилегающая к ЗК, не изменяет своего размера (рис. 1), в результате чего образуется сустав латеральной побочной клетки. Однако часто сустав не выражен, но над ЗК просвет побочных клеток сужен в виде клина, наличие которого создает впечатление сустава, хотя собственно оболочка и кутикула здесь имеют такую же толщину, как и у остальной части наружной стенки.

У *Agathis* и в меньшей степени у *Ginkgo* побочные клетки образуют папиллы, в которые заходит цитоплазма, у *Ephedra* и *Taxus* папиллы тоже есть, но более мелкие, состоящие только из кутикулы и оболочки.

В отличие от ЗК оболочка околоустьичных клеток, как и основных клеток эпидермы, у исследованных голосеменных не одревесневает. На антиклинальных стенках их, смежных с основными клетками и с клетками мезофилла, встречаются поры, в которых располагаются группы плазмодесм.

По строению протопласта околоустьичные клетки у всех исследованных голосеменных резко отличаются от ЗК и в общем весьма похожи на основные клетки эпидермы (исключение составляет *Pinus*). Основной объем клеток занят центральной вакуолей, цитоплазма у большинства исследованных родов имеет вид узкого постенного слоя и содержит мало органелл (1—4 пластиды, 0—2 диктиосомы, 2—10 митохондрий на срез клетки, рис. 1). В местах, где в цитоплазме нет крупных органелл, плазмалемма располагается на довольно близком (до 50 нм) расстоянии от тонопласта. У *Pinus* побочные клетки резко отличаются по структуре от основных клеток эпидермы, развивающих мощную вторичную оболочку, которая почти целиком заполняет полость клетки, и места для протопласта почти не остается (Васильева, Васильев, 1974). Побочные клетки здесь без мощной вторичной оболочки, имеют центральную вакуолю и узкий постенный слой цитоплазмы с обычным для побочных клеток других голосеменных набором органелл.

Центральная вакуоля околоустьичных клеток, как и многих клеток эпидермы и мезофилла, у большинства родов содержит таннины, выявляющиеся в виде темного осадка. Однако у *Cycas*, *Stangeria*, *Gnetum* и *Ginkgo* вакуоли выглядят прозрачными. Пластиды в околоустьичных клетках, как и в основных клетках эпидермы, как правило, представлены хлоропластами, имеющими значительно меньшие размеры (длина 2—3 мкм) и менее развитую систему гран, чем в ЗК. Гран обычно немного (2—3 на срез пластиды), и состоят они из небольшого числа тилакоидов (не более 10, часто 2—3, рис. 5, *г*). Более развитая система мембран наблюдается в хлоропластах побочных клеток *Gnetum*, *Cephalotaxus* и в особенности *Ginkgo*, у которого обнаружены хлоропласты с крупными (до 30 тилакоидов) гранами. В отличие от пластид ЗК хлоропласты околоустьичных клеток (рис. 5, *г*) содержат одно, реже 2—3 крахмальных зерна различного

размера, или же крахмал совсем отсутствует. Эндоплазматический ретикулум почти не развит, аппарат Гольджи малоактивен.

Околоустьичные клетки содержат микротела, встречающиеся очень редко (не на всех срезах клеток). Гиалоплазма побочных клеток *Stangeria*, *Gnetum*, *Ginkgo*, *Podocarpus* и *Taxus* богата липидными включениями. В листьях, не совсем закончивших рост, околоустьичные клетки богаче цитоплазмой. В них наблюдается трубчатый агранулярный ретикулум, аппарат Гольджи выглядит активным.

Обсуждение

В настоящее время считается твердо установленным (см. Мирославов, 1974), что открывание устьиц на свету осуществляется за счет осмотического (пассивного) поступления воды в ЗК, вызывающего увеличение их тургора и объема. Поступление воды обусловлено более высокой (по сравнению с соседними клетками эпидермы и мезофилла) концентрацией в ЗК осмотически деятельных веществ при открывании. Ширина устьичной щели является функцией разницы осмотического давления в ЗК и смежных клетках. Согласно классической теории (Louguét, 1974), в превышении осмотического давления в ЗК основная роль принадлежит сахарам, образующимся в результате разложения на свету крахмала в хлоропластах этих клеток и поступающим в их вакуоли. Экспериментального подтверждения эта теория не имеет. Она основана лишь на факте исчезновения (или уменьшения количества) крахмала в хлоропластах ЗК многих растений при открывании устьиц на свету.

В настоящее время более высокое осмотическое давление в ЗК открытых устьиц объясняется активным (против градиента концентрации) и очень быстрым транспортом в ЗК моновалентных катионов (прежде всего K^+), поступающих под влиянием света (или других факторов) из свободного пространства и содержимого смежных клеток (Fischer, 1971; Humble, Raschke, 1971; Willmer, Pallas, 1973; Pallaghy, Fischer, 1974, и др.). Концентрация K^+ в ЗК при открывании увеличивается в несколько раз (Allaway, Hsiao, 1973). При закрывании устьиц катионы покидают ЗК в результате активных или пассивных процессов. У большинства исследованных растений катионы, очевидно, выходят в свободное пространство клеток листа и в небольшом количестве поступают в содержимое смежных клеток; у немногих видов растений они аккумулируются в содержимом побочных клеток или некоторых основных клеток эпидермы (Fischer, 1971; Pallaghy, 1971; Willmer, Pallas, 1973).

В каких компонентах ЗК происходит аккумуляция ионов при устьичных движениях, с определенностью установить пока не удалось. Надо думать, что катионы накапливаются в первую очередь в вакуолях. Показано (Мирославов, 1974; Humbert и др., 1975, и др.), что при открывании устьиц объем вакуолей в ЗК существенно увеличивается. Одновременно с этим возрастает плотность гиалоплазмы и матрикса митохондрий — свидетельство их дегидратации, связанной, очевидно, с выходом воды из них в вакуоли. Это можно рассматривать как указание, что концентрация ионов в цитоплазме при открывании не увеличивается.

Другими клеточными компонентами, предположительно накапливающими ионы в ЗК, являются хлоропласты. Так, например, получены данные о том, что в закрытых устьицах *Arachis* наблюдается аккумуляция K^+ в хлоропластах ЗК (Willmer, Pallas, 1973). Высказано предположение, что при освещении происходит быстрый выход ионов, аккумулированных хлоропластами ЗК, в вакуоли, что влечет за собой увеличение тургора ЗК (Pallaghy, Fischer, 1974). Поэтому предполагается, что наряду с транспортом K^+ в ЗК из соседних клеток темп открывания устьиц в начальный период зависит также от переноса ионов из хлоропластов ЗК в вакуоли. Другие авторы (Humble, Raschke, 1971) считают, что хлоропласты и ядро не участвуют в регуляции тургора ЗК, поскольку, по их данным, катионы в них не поступают. Следует отметить, что ультраструктура хлоропластов

ЗК при открывании устьиц не изменяется, за исключением крахмала (Мирославов, 1974). Не исключено, что в осморегуляции ЗК принимают непосредственное участие и митохондрии.

Гипотеза ионного насоса основана на результатах выявления ионов гистохимическим и авторадиографическим методами и на данных электронно-зондового анализа, полученных для открытых и закрытых устьиц. Исследования, проведенные с помощью этих методов, показали, что при открывании устьиц на свету наблюдается аккумуляция ионов в ЗК; при закрывании их в темноте или в других условиях ионы из ЗК исчезают и могут концентрироваться в побочных клетках. Гипотеза ионного насоса подразумевает ошибочность представления об увеличении осмотического давления в ЗК при открывании устьиц за счет превращения крахмала хлоропластов в сахар, поскольку проведенные расчеты показывают (Humble, Raschke, 1971), что K^+ поступает в ЗК при их раскрывании в количестве, достаточном для обеспечения необходимого градиента давления в ЗК и смежных клетках. Кроме того, не была обнаружена связь между содержанием глюкозы и сахарозы в изолированной эпидерме с разной степенью открывания устьиц (Pallas, Wright, 1973). Вместе с тем в настоящее время большинство исследователей предполагают (Mansfield, Jones, 1971; Pallas, Wright, 1973; Pallaghy, Fischer, 1974, и др.), что гидролиз крахмала на свету является интегральной частью механизма поглощения K^+. Исчезновение или уменьшение количества крахмала происходит одновременно с поступлением катионов в ЗК, причем, по-видимому, K^+ вызывает гидролиз крахмала. Однако Мэнсфилд и Джонс (Mansfield, Jones, 1971) допускают, что первичной причиной повышения осмотического давления является образование органических кислот, а не поглощение K^+ или оба процесса одновременно.

В результате гидролиза крахмала и окисления образующихся сахаров, а также вследствие других процессов в ЗК накапливаются органические кислоты (Mansfield, Jones, 1971; Pallas, Wright, 1973; Pallaghy, Fischer, 1974, и др.); анионы этих кислот балансируют избыток положительного заряда, возникающий вследствие транспорта в ЗК катионов, поскольку при открывании устьиц анионы солей не поступают в ЗК одновременно с катионами в эквивалентных количествах. Электронейтральность смежных с ЗК клеток поддерживается при раскрывании устьиц путем секреции из ЗК протонов (H^+), образующихся при диссоциации органических кислот и обменивающихся на поступающие в ЗК катионы (Raschke, Humble, 1973).

В самое последнее время гипотеза активного транспорта моновалентных катионов была детализирована Левиттом (Levitt, 1974). Он считает, что на свету в замыкающих клетках происходит транспорт протонов из цитоплазмы (гиалоплазмы) в хлоропласты и OH^- — в обратном направлении. Это вызывает повышение pH гиалоплазмы (до 8—9), что влечет за собой диссоциацию углекислоты на H^+ и HCO_3^-. Из HCO_3^- и фосфоэнолпирувата, образующегося при разложении крахмала, в гиалоплазме ЗК синтезируются органические кислоты, которые диссоциируют на ионы. Таким образом, синтез органических кислот в ЗК обусловлен транспортом протонов в хлоропласты.

Принято считать, что источником энергии для активного транспорта ионов в клетку является АТФ, который в зависимости от условий (например свет или темнота) может возникать в результате фото- или окислительного фосфорилирования. Были получены данные, свидетельствующие о том, что ширина устьичной щели контролируется содержанием АТФ, синтезируемого в ЗК (Thomas, 1971; Кубичек, 1974). Морфологические данные показывают, что хлоропласты ЗК каким-то образом связаны с раскрыванием устьиц: устьица лепестков и этиолированных растений, ЗК которых лишены хлоропластов, всегда закрыты (Willmer, Pallas, 1973). Однако из этих данных неясно, необходим ли фотосинтез в ЗК в первую очередь для образования осмотически активных органических соединений или для образования АТФ на свету или же для обоих процессов. В последнее

время получены экспериментальные данные о том, что одной из важнейших функций хлоропластов ЗК является обеспечение энергией открывания устьиц и поддержания их в этом состоянии на свету (Humble, Hsiao, 1970; Willmer, Mansfield, 1970, и др.); при этом АТФ, очевидно, образуется в основном в результате циклического фотофосфорилирования (связанного с фотосистемой I), а не в результате фосфорилирования, связанного с нециклическим потоком электронов (фотосистема II). Второй функцией хлоропластов ЗК является, вероятно, накопление крахмала, используемого для синтеза органических кислот при открывании устьиц. Является ли крахмал ЗК продуктом их фотосинтеза или образуется из метаболитов, притекающих из смежных клеток (прежде всего хлоренхимы), до сих пор точно не известно.

Роль митохондрий и локализованного в них окислительного фосфорилирования в устьичных движениях выяснена пока мало. По-видимому, это связано в первую очередь с малым числом экспериментальных данных об энергетике закрывания устьиц. Как уже говорилось, нет однозначных данных о том, является ли выход ионов из ЗК при их закрывании активным или пассивным процессом. Показано (Pallaghy, 1971), что у *Zea* при закрывании устьиц в темноте происходит аккумуляция (активный транспорт) K^+ в побочных клетках, однако такое явление наблюдается редко (Willmer, Pallas, 1973). Люгэ (Louguét, 1974) пришел к выводу, что закрытие устьиц, как и открытие, требует затраты энергии, однако эти процессы контролируются различными механизмами. Известно, что вообще энергия в виде АТФ для активного транспорта ионов в темноте поставляется у растений в первую очередь окислительным фосфорилированием. Если признать активный выход катионов из ЗК при закрывании устьиц, то логично предположить, что энергия для этого процесса поставляется окислительным фосфорилированием, так как фотосистема I и циклический ток электронов в этих условиях не функционируют. Этот же источник энергии может обеспечивать и открывание устьиц в определенных условиях (например при переносе в среду без CO_2) в темноте. В пользу этой точки зрения свидетельствуют и последние данные о том, что при отсутствии O_2 движения устьиц не происходит (Louguét, 1974). Некоторые исследователи (Willmer, Mansfield, 1970) пришли к выводу, что источником энергии для открывания устьиц (в соответствующих условиях) в темноте является не АТФ, образующийся при окислительном фосфорилировании, а непосредственно ток электронов по дыхательной цепи митохондрий. Следует отметить, что эксперименты по выяснению энергетики устьичных движений выполнены пока на небольшом материале, поэтому возможно, что доля тех или иных источником энергии в этих процессах может быть различной в зависимости от систематической принадлежности растения и внешних условий. Правы, очевидно, те авторы (Pallaghy, Fischer, 1974), которые считают, что источники для транспорта ионов могут быть различными. Если у одних растений энергии фотофосфорилирования может быть достаточно для раскрывания устьиц, как это предполагается для *Vicia faba* (Humble, Hsiao, 1970), то у других растений и в других условиях энергетические потребности могут покрываться и за счет иных источников.

Приведенная выше информация о механизме регуляции тургорного давления при устьичных движениях получена почти исключительно на покрытосеменных растениях, поскольку голосеменные из-за особенностей морфологии их устьиц (сильная погруженность, наличие мощных восковых отложений в надустьичной ямке и пр.) труднее поддаются экспериментальному исследованию. Так, например, окончились неудачей опыты по выявлению локализации моновалентных катионов в клетках эпидермы *Pinus taeda* при устьичных движениях, хотя они с успехом проводились на других объектах (Willmer, Pallas, 1973). Некоторые данные о закономерностях устьичных движений у голосеменных были получены почти полвека назад (Kaufmann, 1927; Stålfelt, 1929). Оказалось, что в благоприятных условиях влажности и температуры устьица у них открыты днем и закрыты ночью. Устьичные движения у голосеменных отличаются большой быстро-

той: у *Picea* открывание устьиц на свету происходит в течение нескольких секунд, причем для поддержания их в открытом состоянии достаточно очень слабого освещения. На устьичные движения огромное влияние оказывают условия водоснабжения: в неблагоприятных условиях устьица могут быть открыты ночью и закрыты днем.

Полученные нами данные о строении устьичного аппарата голосеменных позволяют высказать некоторые соображения о функционировании устьиц у этой группы растений. Сходство структуры устьичного аппарата у исследованных голосеменных свидетельствует о том, что механизм устьичных движений у них принципиально одинаков.

Прежде всего для деятельности устьиц голосеменных имеет значение изолированность их ЗК. Она обусловлена наличием у большинства изученных видов мощных клеточных оболочек (значительно более толстых, чем у покрытосеменных), отсутствием плазмодесм, соединяющих их с побочными клетками, небольшой площадью контакта ЗК с хлоренхимой и, что наиболее важно, одревеснением их клеточных стенок на значительной площади. Хотя по форме ЗК голосеменных сходны с ЗК злаков, они имеют существенные различия: у первых отсутствует перфорация в общей стенке и ядро не простирается далеко от центра клеток, как у злаков (Мирославов, 1974). Изолированность ЗК голосеменных сильно снижает их проницаемость для различных веществ, затрудняет обмен со смежными клетками, и прежде всего с клетками хлоренхимы, что делает маловероятным поступление органических веществ из ассимиляционной ткани. Отсюда следует, что ЗК голосеменных должны удовлетворять свои энергетические потребности в значительной степени или даже исключительно за счет внутренних источников.

В пользу этого заключения свидетельствуют и особенности протопласта ЗК голосеменных. Эти клетки имеют крупные размеры, они весьма богаты цитоплазмой, в них отсутствует центральная вакуоля, характерная для ЗК большинства исследованных покрытосеменных; цитоплазма насыщена энергетическими органеллами — хлоропластами и митохондриями, и богата запасными веществами — крахмалом и липидами. В то же время ЗК голосеменных бедны органеллами, связанными с синтезом и транспортом макромолекул, — рибосомами, эндоплазматическим ретикулумом и диктиосомами. В этом они сходны с ЗК покрытосеменных, у которых эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи также обычно малоактивны.

В целом по своей ультраструктуре ЗК голосеменных выглядят метаболически весьма активными — наиболее активными из всех типов клеток листа и даже более активными, чем ЗК до сих пор исследованных покрытосеменных.

Основными органеллами, ответственными за покрытие энергетических потребностей устьиц на свету у голосеменных, очевидно, являются хлоропласты. Несмотря на их меньшие размеры и слабее развитую по сравнению с хлоропластами мезофилла систему тилакоидов, они должны быть способны к фотосинтезу такой интенсивности, который обеспечивает энергетическую автономность ЗК. Отличия их от хлоропластов мезофилла могут объясняться тем, что продукты фотосинтеза у них не транспортируются в другие клетки листа, что является одной из основных функций мезофилла. Правда, степень развития мембранной системы хлоропластов ЗК у различных голосеменных варьирует, однако даже у родов с наиболее слабым ее развитием (*Ephedra*, *Pinus*) хлоропласты ЗК сопоставимы с таковыми в хлоренхиме многих покрытосеменных, характеризующихся достаточно высоким уровнем фотосинтеза (а не с хлоропластами ЗК тех покрытосеменных, способность к фотосинтезу которых оспаривается). Важно подчеркнуть, что степень развития хлоропластов ЗК у исследованных голосеменных коррелирует со степенью развития их в мезофилле. В то же время метаболизм хлоропластов ЗК и мезофилла существенно различен. Об этом свидетельствуют различия в динамике крахмалонакопления и морфологии крахмальных зерен, разное число пластоглобул, отсутствие в ЗК полифенолов,

образование которых в настоящее время связывают с пластидами (Mueller, Beckman, 1974). У голосеменных в отличие от большинства покрытосеменных крахмал из ЗК никогда не исчезает, даже в том случае, когда он полностью отсутствует в мезофилле. Не удалось пока установить, как изменяется крахмалонакопление при устьичных движениях. Полученные данные показывают, что летом в солнечную погоду в утренние часы количество крахмала в ЗК голосеменных может значительно варьировать.

Можно предположить, что хлоропласты ЗК голосеменных выполняют следующие функции, связанные с устьичными движениями: 1) образование АТФ в процессе фотофосфорилирования; 2) образование органических веществ, служащих субстратами для окислительных процессов в митохондриях; 3) синтез и аккумуляция осмотически активных веществ и 4) восприятие стимулов устьичных движений.

Ретикулярные цистерны, приуроченные к хлоропластам ЗК у некоторых голосеменных, очевидно, не связаны непосредственно с устьичными движениями, поскольку они встречаются в клетках мезофилла этих растений.

Сильное развитие хондриома, выражающееся в высокой насыщенности цитоплазмы ЗК митохондриями у большинства исследованных голосеменных, свидетельствует о том, что дыхание и его продукты имеют весьма важное значение в функционировании устьиц. Как уже говорилось, для устьичных движений необходим кислород. В отличие от ряда покрытосеменных, у которых митохондрии в ЗК богаче кристами, чем в мезофилле (Allaway, Setterfield, 1972; Мирославов, 1974), митохондрии ЗК большинства исследованных голосеменных имеют такое же строение, как и в мезофилле. Митохондрии, очевидно, необходимы для покрытия энергетических потребностей устьиц в первую очередь тогда, когда фотосинтез затруднен (например при отсутствии света или низкой освещенности).

Результаты проведенного исследования не дают никаких оснований считать, что у голосеменных механизм регуляции тургорного давления в ЗК иной, чем у покрытосеменных. У них скорее всего не происходит аккумуляции катионов в цитоплазме и вакуолях побочных клеток устьица при его закрывании; на это указывает бедность данных клеток органеллами.

Характерной чертой ЗК многих голосеменных является их богатство липидными включениями. Столь сильное накопление липидов в ЗК покрытосеменных пока не обнаружено, хотя у многих из них и отмечается в цитоплазме наличие небольшого числа липидных капель — «сферосом» (Allaway, Setterfield, 1972; Мирославов, 1974, и др.). Роль их в специфическом метаболизме ЗК у голосеменных не ясна, поскольку они присутствуют всегда и их количество, по-видимому не коррелирует с устьичными движениями. Микротела, встречающиеся в ЗК голосеменных гораздо реже, чем в мезофилле, скорее всего связаны с метаболизмом липидов, а не с метаболизмом гликолата в процессе фотодыхания. Участие в липидном обмене приписывается сейчас и микротелам мезофилла голосеменных (Chabot J., B. Chabot, 1974).

Особенность ЗК голосеменных, отличающая их от других типов клеток листа, — наличие периферических микротрубок. Эти органеллы обнаружены и в зрелых ЗК ряда покрытосеменных (Allaway, Setterfield, 1972; Singh, Srivastava, 1973; Мирославов, 1974). Значение их для функционирования устьиц не выяснено.

До сих пор шла речь о механизме регуляции тургорного давления и роли органелл ЗКв функционировании устьиц. Что же касается механизма самих устьичных движений — раскрывания и закрывания устьиц, то здесь можно сказать следующее. Длительное время в литературе господствовало представление, что у голосеменных и в особенности у покрытосеменных при открывании устьиц под влиянием повышения тургорного давления в ЗК происходит изменение формы их поперечного сечения, обусловленное неравномерным утолщением оболочки ЗК (у покрытосеменных прежде всего — утолщением стенки, обращенной к щели) и нали-

чием суставов. Для голосеменных предполагалось (Kaufmann, 1927), что при повышении тургорного давления полярные части ЗК пузыревидно вздуваются (это возможно, так как оболочка здесь не одревесневает) и выпячиваются в побочные клетки вверх, при этом устьице удлиняется. Это вызывает пассивное изгибание средней утолщенной части в сторону, и устьица открываются. Кроме того, при повышении тургора спинная одревесневшая стенка ЗК в области щели движется наклонно (приблизительно под углом 45°) вверх (в латеральные побочные клетки), что оказывается возможным благодаря наличию суставов в ЗК и побочных клетках. Брюшная стенка остается неподвижной. В результате этого происходит изменение формы ЗК на поперечном срезе (они несколько округляются). Гребень движется вертикально вниз, и щель открывается. Недавно появились работы (Aylor и др., 1973; Schoemaker, Srivastava, 1973), в которых приводятся результаты экспериментов с моделями (надувание склеенных по концам резиновых баллонов, имитирующих ЗК) и математические расчеты механики устьичных движений, в которых ЗК рассматриваются как полые балки, закрепленные на концах. Эти исследования приводят к необходимости изменения представлений о механизме устьичных движений у покрытосеменных. Авторы пришли к заключению, что деформация поперечного сечения при раскрывании устьиц не происходит и что наличие утолщенной в области щели стенки не только не способствует открыванию устьица, а наоборот, препятствует ему. Основное значение приписывается закреплению ЗК по их концам и радиальному расположению микрофибрилл целлюлозы, обнаруженному в стенках ЗК ряда покрытосеменных. Эти особенности препятствуют изменению формы ЗК на поперечном сечении и обусловливают изгиб всей клетки в сторону латеральных побочных клеток. Отсюда следует, что наличие суставов не играет существенной роли в механизме устьичных движений. Утолщение оболочки в области щели, по-видимому, препятствует чрезмерному раскрыванию устьиц, участвует в их закрывании и влияет на направление устьичного движения. Эти выводы применимы как к устьицам двудольных с почковидными ЗК, так и к устьицам злаков, имеющих гантелевидные ЗК.

Как показали наши исследования, у голосеменных также наблюдается радиальное расположение микрофибрилл в оболочке ЗК, особенно четко заметное у *Araucaria* и *Agathis*, у которых в спинной и общей стенке обнаружены радиальные ламеллы. Этот факт, а также сходство ЗК голосеменных по форме с ЗК злаков позволяют предположить, что у голосеменных механизм устьичных движений близок к таковому у злаков. Наиболее существенным моментом нам представляется изгиб всей ЗК в сторону побочной клетки при раскрывании устьица без изменения формы на поперечном сечении; из этого следует, что суставы в ЗК не играют существенной роли в раскрывании и закрывании устьиц. Гребень при устьичных движениях смещается в вертикальном направлении. Суставы в ЗК могут служить местами транспорта ионов по свободному пространству. В то же время наличие суставов в побочных клетках может иметь существенное значение, поскольку у голосеменных в типичном случае ЗК прикрыты сверху этими клетками и при их изгибе должно происходить изменение формы поперечного сечения побочных клеток.

Устьица различных голосеменных отличаются разной чувствительностью к свету, условиям водоснабжения и другим факторам (Rottenburg, Koeppner, 1972). Возможно, с этим связаны по крайней мере отчасти различия (главным образом количественного порядка) в ультраструктуре их устьиц. Кроме того, эти различия могут иметь систематическое значение. Однако для установления связи между ультраструктурой и поведением устьиц у различных голосеменных, а также между ультраструктурой и систематикой необходимы специальные исследования с применением морфометрического метода.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е., Г. В. Васильева. (1974). Исследование тонкой структуры устьиц у *Araucaria* и *Agathis*. В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях: 39—43. — Васильева Г. В., А. Е. Васильев. (1974). Электронномикроскопическое исследование эпидермы листа некоторых хвойных. В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях : 43—46. — Кубичек С. А. (1974). Распределение аденозинтрифосфата в устьичных клетках. Бюлл. Гл. Бот. сада АН СССР, 92 : 56—59. — Мирославов Е. А. (1974). Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. — Allaway W. G., T. C. Hsiao. (1973). Preparation of rolled epidermis of *Vicia faba* so that stomata are the only viable cells: analysis of guard cell potassium by flame photometry. Austral. J. Biol. Sci., 26, 2 : 309—318. — Allaway W. G., G. Setterfield. (1972). Ultrastructural observations on guard cells of *Vicia faba* and *Allium porrum*. Canad. J. Bot., 50, 6 : 1405—1413. — Aylor D. E., J.-Y. Parlange, A. D. Krikorian. (1973). Stomatal mechanics. Amer. J. Bot., 60, 2 : 163—171. — Campbell R. (1972). Electron microscopy of the epidermis and cuticle of the needles of *Pinus nigra* var. *maritima* in relation to infection by *Lophodermella sulcigena*. Ann. Bot., 36, 145 : 307—314. — Chabot J. F., B. F. Chabot. (1974). Microbodies in conifer needle mesophyll. Protoplasma, 79, 3—4 : 349—358. — Fischer R. A. (1971). Role of potassium in stomatal opening in the leaf of *Vicia faba*. Plant Physiol., 47, 4 : 555—558. — Humbert C., P. Louguét, M. Guyot. (1975). Étude ultrastructurale comparée des cellules stomatiques de *Pelargonium* × *hortorum* en relation avec un état d'ouverture ou de fermeture des stomates physiologiquement défini. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, 280D, 11 : 1373—1376. — Humble G. D., T. C. Hsiao. (1970). Light dependent influx of potassium of guard cells during stomatal opening and closing. Plant Physiol., 46, 3 : 483—487. — Humble G. D., K. Raschke. (1971). Stomatal opening quantitatively related to potassium transport. Evidence from electron probe analysis. Plant Physiol., 48, 4 : 447—453. — Kaufmann K. (1927). Anatomie und Physiologie der Spaltöffnungsapparate mit verholzten Schliesszellmembranen. Planta, 3, 1 : 27—59. — Levitt J. (1974). The mechanism of stomatal movement — once more. Protoplasma, 82, 1—2 : 1—17. — Louguét P. (1974). Les mécanismes du mouvement des stomates: étude critique des principales théories classiques et modernes et analyse des effets du gaz carbonique sur le mouvement des stomates du *Pelargonium* × *hortorum* à l'obscurité. Physiol. Végétale, 12, 1 : 53—81. — Mansfield T. A., R. J. Jones. (1971). Effect of abscisic acid on potassium uptake and starch content of stomatal guard cells. Planta, 101, 2 : 147—158. — Mueller W. C., C. H. Beckman. (1974). Ultrastructure of the phenol-storing cells in the roots of banana. Physiol. Plant Pathol., 4, 2 : 187—190. — Pallaghy C. K. (1971). Stomatal movement and potassium transport in epidermal strips of *Zea mays*: the effect of CO_2. Planta, 101, 4 : 287—295. — Pallaghy C. K., R. A. Fischer. (1974). Metabolic aspects of stomatal opening and ion accumulation by guard cells in *Vicia faba*. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 71, 4 : 332—344. — Pallas J. E., B. G. Wright. (1973). Organic acid changes in the epidermis of *Vicia faba* and their implication in stomatal movement. Plant Physiol., 51, 3 : 588—590. — Raschke K., G. D. Humble. (1973). No uptake of anions required by opening stomata of *Vicia faba*: guard cells release hydrogen ions. Planta, 115, 1 : 47—57. — Roland J. C. (1966). Organisation de la membrane paraplasmique du collenchyme. J. Microscopie, 5, 3 : 323—348. — Rottenburg W., T. Koeppner. (1972). Die Wirkung der Faktoren Licht und Wasser auf den Spaltöffnungszustand bei Koniferen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 85, 7—9 : 353—362. — Shoemaker E. M., L. M. Srivastava. (1973). The mechanics of stomatal opening in corn (*Zea mays*) leaves. J. Theor. Biol., 42, 3 : 219—225. — Singh A. P., L. M. Srivastava. (1973). The fine structure of pea stomata. Protoplasma, 76, 1 : 61—82. — Srivastava L. M. (1969). On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. III. The secondary walls of the sieve elements of *Pinus strobus*. Amer. J. Bot., 56, 3 : 354—361. — Stålfelt M. G. (1929). Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktion von der Wasserbilanz. Planta, 8, 1—2 : 287—340. — Thomas D. A. (1971). The regulation of stomatal aperture in tobacco leaf epidermal strips. III. The effect of ATP. Austral. J. Biol. Sci., 24, 4: 689—707. — Thomson W. W., R. de Journett. (1970). Studies on the ultrastructure of the guard cells of *Opuntia*. Amer. J. Bot., 57, 3 : 309—316. — Walles B., B. Nyman, T. Aldén. (1973). On the ultrastructure of needles of *Pinus silvestris* L. Studia Forestalia Suecica, 106 : 1—26. — Willmer C. M., T. A. Mansfield. (1970). Effects of some metabolic inhibitors and temperature on ion-stimulated stomatal opening in detached epidermis. New Phytologist, 69, 4 : 983—992. — Willmer C. M., J. E. Pallas. (1973). A survey of stomatal movements and associated potassium fluxes in the plant kingdom. Canad. J. Bot., 51, 1 : 37—42.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
и
Ленинградский государственный
университет.

Получено 10 III 1975.

S U M M A R Y

The fine structure of guard cells (GC) and subsidiary cells of leaves and (in *Ephedra*) internodes was investigated in 13 genera from 11 families of gymnosperms. The cell walls of GC in most genera are highly and unevenly thickened, with radially oriented microfibrils. There are no pits and plasmodesmata in the GC walls. The GC are rich in cytoplasm with a large number of energetic organelles, viz. chloroplasts and mitochondria. Chloroplasts are large (up to 10 μm) and invariably contain starch grains the number of which is considerably larger than in chloroplasts of any other type of leaf cells. In most genera chloroplasts have large (up to 40 thylakoids) and wide grana of irregular form. However, in genera *Ephedra*, *Araucaria*, *Pinus* and *Metasequoia* the grana are narrow and rather small. Typical intergranal thylakoids and peripheral reticulum are usually absent. In general, gymnosperm GC appear to be more metabolically active than any other type of leaf cells. Endoplasmic reticulum in GC of mature leaves is poorly developed, Golgi apparatus is inactive, microbodies are only occasionally encountered. The nucleus is similar in size and structure to that of the rest leaf cells. In leaves that have not accomplished their growth yet and also in wintering leaves tubular endoplasmic reticulum is found. Subsidiary cells are poor in cytoplasm and contain few organelles (chloroplasts and mitochondria). The turgor pressure in GC seems to be controlled by the active transport (uptake and secretion) of cations by GC. Neutralization of positive charge of cations appears to be provided by the anions from organic acids produced by the GC themselves. Energy demads of GC seem to be covered by the internal sources — photosynthesis and respiration of the GC themselves. Opening and closing of stomata appear to be similar to that in grasses.

УДК 51.0001.2 : 581.524

Ю. А. Злобин

ИССЛЕДОВАНИЕ МЕХАНИЗМОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ МЕЖВИДОВЫЕ АССОЦИИРОВАННОСТИ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

YU. A. ZLOBIN. INVESTIGATION OF MECHANISMS DETERMINING THE INTERSPECIFIC ASSOCIATIONS AND THE PHYTOCOENOTIC STRUCTURE OF PLANT COVER

Рассмотрены подходы, позволяющие оценить природу механизмов, которые определяют межвидовые ассоциированности и структуру растительного покрова. На примере подроста сосны, пихты и ели показано, что пространственная неслучайность размещения особей подроста и его связи с компонентами травяно-кустарничкового яруса регулируются как дифференциацией особей по экологическим нишам, так и межвидовыми взаимодействиями. Приведены количественные оценки удельного веса этих механизмов в разных типах растительных сообществ.

На протяжении истории развития фитоценологии не прекращается, приобретая с каждым годом новую остроту, дискуссия о природе механизмов, которые определяют существование растительного покрова. Согласно концепции континуума, истоки которой уходят к работам Л. Г. Раменского (1924), И. К. Пачоского (1925), Глизона, (Gleason, 1926) и Н. Я. Каца (1930, 1943, 1974), в основе размещения видов и образования их сочетаний лежит индивидуальность экологических требований отдельных видов. В фитоценозах, объединяющих экологически неравноценные виды, возникают сложные узоры их размещения исключительно в силу вариабельности микроусловий жизни особей. Современные сторонники индивидуалистического подхода к фитоценозам (Hardin, 1960; Whittaker, 1970а, б) считают дифференциацию видов по экологическим нишам центральным процессом фитоценогенеза. Так называемое «второе следствие» Уиттекера, которое этот автор выводит из принципа Гаузе,[1] гласит, что в стабильном сообществе любых два вида не являются конкурентами, так как они уже поделили между собой экологические ниши. А в «третьем следствии» Уиттекер определяет сообщество как систему взаимодействующих, дифференцированных по экологическим нишам видовых популяций, которые имеют тенденцию дополнять друг друга, а не конкурировать прямо.

Сторонники другого направления, которое в большинстве случаев понимается в качестве полной альтернативы концепции континуума, развивают концепцию сообщества. Эта концепция кладет в основу формирования растительного покрова взаимодействия между видами как прямые, так и опосредованные через среду обитания (Уранов, 1935; Прозоровский, 1940; Шахов, 1946; Poore, 1964). В. Г. Карпов (1968 : 142) категорически пишет: «главным и основным механизмом формирования растительных сообществ являются взаимные отношения между растениями». Концепцию сообщества подтверждают не только огромный описательный и экспери-

[1] Принцип Г. Ф. Гаузе (1934) состоит в утверждении невозможности существования в одном месте двух видов сходной экологии.

ментальный материал, но и теоретические соображения. Математический анализ сообществ, состоящих из популяций двух видов, проведенный Пилу (Pielou, 1969), показал, что каждая из популяций, взятая в отдельности, перестает увеличиваться в размерах прежде чем она достигнет величины, при которой полностью используются ресурсы экологической среды. Сохранение и сосуществование с этой первой популяцией для популяции второго вида вполне возможно за счет этого остатка экологических ресурсов. Таким образом, становится под сомнение сама правильность принципа Гаузе, который Уиттекер рассматривает как одну из предпосылок возникновения непрерывности растительного покрова.

При альтернативном подходе к концепциям сообщества и континуума они исследуются изолированно подбором доводов за и против на различных трудносопоставимых объектах. Тем не менее в логическом плане допустимо понимание процесса фитоценогенеза на основе совместного и одновременного действия двух механизмов — дифференциации популяций по экологическим нишам и непосредственных взаимных отношений растений. В таком случае результативными окажутся исследования растительных сообществ, позволяющие выявить на одном и том же объекте удельный вес каждого их этих механизмов в отдельности. Попытка подойти к решению этой проблемы составляет цель данной работы.

Теоретическое обоснование и методика

В рамках системного подхода (Dale, 1970; Ипатов, 1971) фитоценоз понимается как система. Тип структуры системы определяется способом связи элементов — особей растений — и его изменчивостью во времени (Westhoff, 1967). В системном анализе связь элементов понимается широко, включая действие как внутренних, так и внешних для системы факторов. Ценотические взаимодействия («внутренние факторы») и дифференциация по экологическим нишам («внешние факторы») в качестве способов связи элементов приводят в равной мере к изменениям пространственного размещения растений. Принимая к качестве нулевой гипотезы отсутствие связей между элементами, можно допустить, что при этом элементы будут иметь случайное (в статистическом смысле) взаимное расположение. Наличие отклонений от случайного взаимного размещения особей явится доказательством той или иной связи между ними то ли в виде активного межвидового взаимодействия, то ли в виде сходства или несходства экологии, которые одинаково приводят к формированию системы и появлению гетерогенности в структуре фитоценозов.

В любом растительном сообществе, которое состоит из большого числа особей, относящихся к разным видам, любые механизмы, связывающие элементы — особи, действуют одновременно на несколько видов и приводят к взаимосвязанному пространственному перераспределению особей. Это может быть зарегистрировано в форме известной корреляции между присутствием—отсутствием или обилием видов. Изучение ассоциированности, таким образом, оказывается подходящим методом для оценки как степени отклонения от случайного пространственного размещения особей одних видов по оношению к другим видам сообщества, так и для характеристики масштабов системы взаимных связей в пределах фитоценоза, степени его организованности. Результаты этого подхода могут быть получены путем сопоставления общего числа теоретически возможных связей с фактическим количеством статистически существенных ассоциированностей. Многими исследователями понятия «ассоциированность», «сопряженность», «корреляция» рассматриваются в качестве синонимов, другие использовали их для характеристики принципиально различных явлений. В работе А. П. Ильинского и М. А. Посельской (1929) термин «ассоциированность», у Н. Я. Каца (1930) «сопряженная константность», а позже (Кац, 1943) «сопряженная встречаемость», у А. Я. Гордягина (1931, 1933) «сопряженность» использованы в качестве синонимов. А. А. Уранов

(1935, 1968) термин «сопряженность» применил для обозначения принципиально иного, чем у вышеназванных авторов, явления. Пилу (Pielou, 1961, 1962a, 1969) дополнительно ввела в геоботаническую литературу термин «сегрегация». В этой связи сложилась следующая система терминов, не имеющая, к сожалению, универсального применения.

Межвидовая ассоциированность, или сопряженная встречаемость и даже просто сопряженность, у большинства авторов — это наиболее общее понятие, определяющее явление пространственной неслучайности размещения особей одного вида растений по отношению к другим видам.

Сегрегация — это явление пространственной неслучайности размещения особей одного вида по отношению друг к другу.

Сопряженность растений (только в смысле А. А. Уранова) — выражение характера и интенсивности взаимодействия видов, проявляющееся в изменении среднего количества особей одного вида (подчиненного) при изменении количества особей другого вида (действующего). При этом следует иметь в виду, что термин «сопряженность» широко распространился в геоботанической литературе в качестве синонима «межвидовой ассоциированности», т. е. в «неурановском» смысле.

Количество индексов, оценивающих ассоциированность видов, велико (см. обзор у Денисовой и Миркина, 1972). Эффективный индекс ассоциированности должен отвечать ряду требований: а) он должен быть симметричным и менять свое значение от —1 до +1; б) индекс ассоциированности должен сопоставимо отражать как взаимозависимость размещения видов с одинаковой или близкой встречаемостью, так и видов с резко различной встречаемостью; в) индекс ассоциированности должен различать полную и абсолютную ассоциированности видов (по терминологии Pielou, 1969). Под полной ассоциированностью понимаются случаи, когда вид *B* не растет в отсутствие вида *A*, но вид *A* может встречаться самостоятельно, а под абсолютной ассоциированностью понимаются случаи, когда виды *A* и *B* имеют только совместную встречаемость. Проверка на двух модельных примерах, сконструированных для этой цели Пилу (1969 : 166), показала, что полную и абсолютную ассоциированность нельзя различить с помощью некоторых широко распространенных коэффициентов ассоциированности.

Особо следует подчеркнуть непригодность для оценки ассоциированности коэффициентов корреляции (Василевич, 1972б), так как распределение частот встреч видов не является нормальным, а связь видов, как правило, не имеет линейного характера. В литературе не всегда учитывают эти важные обстоятельства и применяют коэффициент корреляции в некорректной форме (Dawson, 1951; Fekete, Szujko-Lacza, 1973).

Интерпретация смысла ассоциированности не может быть одноплановой. Кершо (Kershaw, 1963) указал на три причины возникновения узоров размещения видов в фитоценозах: а) обусловленную морфологическими различиями видов и способами их размножения, б) экологическую и в) связанную с взаимодействиями особей видов. Вполне вероятно одновременное их действие. В настоящее время только крайние сторонники концепции континуума трактуют ассоциированность как сближение центров распределения (пиков колоколообразных кривых) в каком-то месте экологического градиента, считая, что совместная встречаемость видов — лишь результат близости их экологии (Wittaker, 1970б), и лишь крайние приверженцы концепции сообщества ассоциированность понимают как количественную меру межвидовых отношений растений. В. И. Василевич (1972а : 20) по этому поводу справедливо писал: «. . . нельзя считать, что межвидовые отношения являются единственной причиной сопряженностей». Фактически индекс ассоциированности является мерой взаимной пространственной неслучайности размещения видов, и никакой другой смысл в него вкладывать не следует. Природу возникновения неслучайности размещения индекс ассоциированности не раскрывает.

Регистрируемая степень ассоциированности меняется не только в зависимости от реально действующих механизмов связи видов, но и от

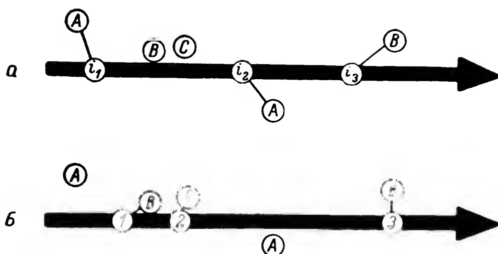


Рис. 1. Модельный пример для определения ближайших соседей особей, относящихся к видам $A, B, C\ldots$, особей изучаемого вида ($i_1, i_2, i_3\ldots i_n$ и случайных точек (*1*, *2*, *3*. . .), которые расположены на одном и том же трансекте.

а — особи вида *i* на трансекте образовали в качестве ближайших соседей последовательность *iA*, *iA*, *iB*, *б* — случайные точки на том же участке трансекта образовали последовательность *1B*, *2C*, *3B*.

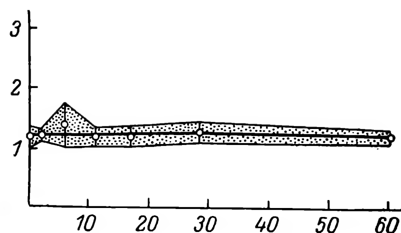


Рис. 2. Зависимость числа особей подроста сосны от проективного покрытия вейника наземного и доверительная зона кривой сопряженности.

На оси ординат — число особей подроста сосны, *на оси абсцисс* — проективное покрытие вейника наземного (в %).

методов ее выявления. При изучении ассоциированности методом пробных площадок на ее знаке и величине сказываются размеры и форма пробных площадок в соотношении с размером особей растений (Kershaw, 1964). Это обстоятельство повысило интерес к бесплощадочным методам определения ассоциированности (Clark, Evans, 1955; Pielou, 1961, 1962а,б,1969; Yarranton, 1966; Злобин, 1971).

Учитывая значительную перспективность метода «ближайшего соседа» Пилу и пытаясь устранить трудности, связанные с нахождением теоретически ожидаемых случаев ближайшего соседства (Пилу испытала геометрическое, обобщенное геометрическое и сложное геометрическое распределения и установила, что они не являются полностью пригодными), мы детально разработали его оригинальную модификацию.

В основу нашей модификации метода (схема на рис. 1) положено соображение, что особи изучаемых видов ($A, B, C\ldots n$) должны встречаться в качестве ближайших соседей по отношению к случайным точкам, взятым по длине линейного трансекта, с частотой, величина которой зависит от обилия каждого из этих видов в данном сообществе и собственного характера размещения особей. Если на этом же трансекте вместо случайных точек использовать местонахождения особей изучаемого вида *i* и повторно регистрировать все случаи ближайшего соседства видов $A, B, C\ldots n$, то частота таких встреч изменится при неслучайном взаимном размещении особей этих пар видов (соответственно *iA*, *iB*, *iC*. . . *in*). Она или превысит (положительная ассоциированность) или будет меньше (отрицательная ассоциированность), чем частота встреч данных видов со случайными точками на трансекте. Следовательно, статистически существенные случаи отклонения частоты фактических ближайших соседств от ожидаемой частоты, найденной на основании использования случайных точек, можно рассматривать как проявление межвидовой ассоциированности растений.

Практически частота фактического ближайшего соседства n' особей изучаемого вида *i* на линейных трансектах с особями других видов определялась путем выявления ближайшего растения по расстоянию между основаниями растений по всем радиусам от точек местонахождения каждой особи вида *i*. В дальнейшем на основании полученных данных рассчитывалась вероятность фактического соседства P' по формуле

$$P' = \frac{n'_i}{s},$$

где P' — вероятность фактического ближайшего соседства изучаемой пары видов, s — общее число регистраций. Например, можно построить трансект, который будет содержать 50 особей вида *i*, и допустить, что было 10 случаев, когда ближайшим соседом особей этого вида оказалась особь вида *A*, в 15 случаях — особь вида *B* и в 25 случаях — особь вида *C*.

Тогда вероятности фактического соседства составят соответственно для пар iA, iB, iC

$$\frac{10}{50}=0.20,\ \frac{15}{50}=0.30 \text{ и } \frac{25}{50}=0.50.$$

Частота ожидаемого соседства n для каждого вида устанавливается путем регистрации ближайших соседей случайных точек на том же трансекте, а вероятность P рассчитывается по формуле

$$P=\frac{n_i}{s}.$$

Если при использовании 50 случайных точек их ближайшее соседство с особями видов A, B и C составило 5, 15 и 30 случаев соответственно, то ожидаемые вероятности составят

$$\frac{5}{50}=0.10,\ \frac{15}{50}=0.30 \text{ и } \frac{30}{50}=0.60.$$

Используя взвешенные разности вероятностей и принимая в качестве исходного условия амплитуду изменения индекса ассоциированности от —1 до +1, мы получаем две рабочие формулы индекса ассоциированности:

а) для случаев положительной ассоциированности

$$A=\frac{P'-P}{P'},$$

б) для случаев отрицательной ассоциированности

$$A=\frac{P'-P}{P}.$$

В нашем примере межвидовая ассоциированность для iA будет равна $(0.20 - 0.10)/0.20 = +0.5$, для iB — $(0.30 - 0.30)/0.30 = 0$ и для iC $(0.50 - 0.60)/0.60 = -0.17$.

Очевидно, что общее число статистически существенных ассоциированностей является условной величиной и зависит от установленного уровня существенности и мощности критерия. Для оценки достоверности ассоциированности мы использовали критерий Стъюдента после φ-преобразования (Урбах, 1964) по формуле

$$u=(\varphi'-\varphi)\sqrt{\frac{s_1 s_2}{s_1+s_2}},$$

где значения φ' и φ получали соответствующим преобразованием P' и P. Для повышения точности вводилась поправка на непрерывность. На специальных выборках объемом до 700 точек было выявлено, что для получения 95%-й точности достаточно около 378 регистраций. Фактически использовали $s = 500$.

Полное изучение разработанным методом ассоциированности мелкого подроста с компонентами живого напочвенного покрова в травяно-кустарничковом ярусе позволило выявить группу видов, по отношению к которым подрост имеет неслучайное пространственное размещение. Характер собственного пространственного размещения особей каждого из изучаемых видов при этом не оказывает влияния на индекс ассоциированности при определении его бесплощадочным методом (Clark, Evans, 1955).

Рассмотренные выше подходы позволяют дать оценку уровню интеграции сообщества. Для изучения механизмов интеграции нужны иные методы. Они могут быть разработаны на базе исследований А. А. Уранова (1935, 1955, 1968), который показал, что сопряженность растений (в его понимании термина), выражающаяся в изменениях среднего количества особей подчиненного вида по мере увеличения количества особей действующего вида, отражает характер и интенсивность фитоценотического взаи-

модействия этих видов. В. И. Василевич (1969) в свою очередь установил, что чем меньше размер пробных площадок, тем большее значение в определении корреляции имеют взаимоотношения между видами. Практически достаточными для выявления этой закономерности оказываются площадки размером в 0.1—0.5 $м^2$. В связи со сказанным уже простое сопоставление количества ассоциированностей с числом статистически существенных сопряженностей, по Уранову, приблизит нас к пониманию природы факторов, которые приводят к установлению связей между элементами системы фитоценоза.

Другая возможность подойти к пониманию природы механизмов, которые определяют структуру фитоценоза, состоит в сравнении размеров варьирования численности особей некоторого вида от образца к образцу с варьированием численности особей этого вида, обусловленным его прямым фитоценотическим взаимодействием с другими видами фитоценоза. Максимальные и минимальные средние численности подроста древесных пород, возникающие в данном фитоценозе независимо от влияния численности особей живого напочвенного покрова, были получены путем заложения учетных пробных площадок размером в 0.1 $м^2$ каждая, которые затем в случайном порядке объединялись по 20 штук. Эти максимальные и минимальные средние значения численности подроста служили эталоном для сопоставления с максимальными и минимальными средними значениями, определяемыми взаимодействием подроста с видами травяно-кустарничкового яруса. Последние значения мы устанавливали также на учетных площадках размером в 0.1 $м^2$, которые при выявлении сопряженности подроста с компонентами живого покрова группировались по 20—30 штук на каждую ступень нарастания обилия действующего вида. Для целей настоящего исследования расчет средних численностей подроста, максимально возможных и минимально допустимых на фоне выявленной амплитуды обилия каждого из видов живого покрова, был произведен для тех видов, которые были статистически существенно ассоциированы с мелким подростом. Эта процедура осуществлялась путем «снятия» с каждой из таких кривых сопряженности двух значений численности подроста — максимального и минимального, наблюдаемых на фоне выявленной амплитуды численности действующего вида. Так, в представленной на рис. 2 кривой сопряженности подроста сосны с вейником наземным на фоне изменения проективного покрытия вейника от 0 до 60% минимальное значение численности подроста сосны составило 1.2, а максимальное — 1.4 шт/$м^2$. Автором метода сопряженностей, Урановым, не были разработаны способы оценки статистической достоверности кривых сопряженностей. Мы оценивали ее путем нахождения для каждой точки величины $\pm ts_{\bar{x}}$ при $t = 1.96$ с последующим анализом доверительной зоны выявленной линии регрессии. При этом было обнаружено, что для многих видов доверительные зоны весьма широки, не позволяют однозначно определить сопряженности и свидетельствуют только о том, что сопряженность действительно имеет место.

Таким образом, появляется несколько возможностей для оценки механизмов, которые определяют структуру растительного покрова и природу межвидовых ассоциированностей:

а) сопоставление общего числа возможных связей с количеством статистически существенных случаев ассоциированности;

б) нахождение числа случаев, когда статистически существенная ассоциированность данной пары видов совпадает со статистически существенной их сопряженностью по А. А. Уранову;

в) сопоставление общей амплитуды варьирования численности вида в сообществе с амплитудой варьирования численности, обусловленной непосредственно межвидовыми взаимоотношениями.

Исследование механизмов, которые регулируют фитоценотическую структуру в сфере травяно-кустарничковых ярусов лесных сообществ и на вырубках, было проведено на следующих объектах: для подроста

пихты и ели в ельнике-пихтарнике зеленомошном Марийской АССР и для подроста сосны на вересковой и вейниково-разнотравной вырубках Тюменской области.

Результаты исследования

Ассоциированность подроста ели и пихты в ельнике-пихтарнике зеленомошном была изучена на 32 видах живого напочвенного покрова. Общее количество статистически существенных связей оказалось небольшим — из 32 рассмотренных случаев связи подрост пихты имел положительную ассоциированность с 3 видами и отрицательную с 16 видами, подрост ели имел положительную ассоциированность с 3 видами и отрицательную с 3 видами (табл. 1 и 2). Статистические существенные ассоциированности подроста в целом, таким образом, составили $^2/_{10}$—$^6/_{10}$ части всех возможных связей. Подрост обеих древесных пород проявил отчетливую приуроченность размещения к микрогруппировкам зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhodobryum roseum*). Подрост пихты избегал участков, занятых луговым и неморальным разнотравьем (*Calamagrostis arundinacea*, *Majanthemum bifolium*, *Fragaria vesca*, *Oxalis acetosella*). Подрост ели был размещен по отношению к зеленым мхам случайно, зато он явно избегал беспокровных участков, тогда как подрост пихты был к ним нейтрален.

ТАБЛИЦА 1

Ассоциированность подроста пихты с компонентами живого покрова в ельнике-пихтарнике

Вид	n'	n	P'	P	A	u	Уровень существенности
Pleurozium schreberi	177	99	0.250	0.139	+0.444	5.3220	0.9995
Hylocomium splendens	214	175	0.302	0.247	+0.182	2.3180	0.975
Abies sibirica (подрост)	14	23	0.019	0.033	—0.424	1.6713	0.950
Picea abies (подрост)	0	5	0	0.007	—1.000	3.1508	0.999
Oxalis acetosella	16	57	0.022	0.081	—0.728	5.2527	0.9995
Carex rhizina	12	24	0.016	0.034	—0.529	2.2034	0.975
Rhodobryum roseum	1	0	0.002	0	+1.000	1.6826	0.950
Primula veris	0	2	0	0.003	—1.000	2.0604	0.975
Fragaria vesca	0	15	0	0.021	—1.000	5.4689	0.9995
Rubus saxatilis	0	8	0	0.011	—1.000	3.9517	0.9995
Majanthemum bifolium	0	7	0	0.009	—1.000	3.5720	0.9995
Ramischia secunda	0	2	0	0.003	—1.000	2.0604	0.975
Alchemilla vulgaris	0	2	0	0.003	—1.000	2.0604	0.975
Orobus vernus	0	1	0	0.002	—1.000	1.6826	0.950
Calamagrostis arundinacea	0	4	0	0.006	—1.000	2.9116	0.9975
Populus tremula (подрост)	0	1	0	0.002	—1.000	1.6826	0.950
Antennaria dioica	0	2	0	0.003	—1.000	2.0604	0.975
Trifolium medium	0	1	0	0.002	—1.000	1.6826	0.950
Ptilium crista-castrensis	0	1	0	0.002	—1.000	1.6826	0.950

Результаты изучения сопряженности подроста с компонентами живого покрова, имеющими с ним достоверную ассоциированность, представлены в табл. 3 и 4. Все полученные сопряженности могут быть разделены на две группы. К первой группе относятся сопряженности, которые позволяют проследить изменение количества подроста при значительной амплитуде обилия действующих видов. К этой группе относятся сопряженности подроста пихты с *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Carex rhizina*, ели — с *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. Ко второй группе относятся сопряженности при амплитуде обилия дей-

ТАБЛИЦА 2

Ассоциированность подроста ели с компонентами покрова в ельнике-пихтарнике

Вид	n'	n	P'	P	A	u	Уровень существенности
Pleurozium schreberi	49	20	0.343	0.139	+0.594	3.9776	0.9995
Hylocomium splendens	56	35	0.392	0.247	+0.369	2.5234	0.990
Rhytidiadelphus triquetrus	6	2	0.042	0.015	+0.642	1.4006	0.900
Участки мертвого покрова	19	44	0.133	0.305	—0.479	4.4493	0.9995
Oxalis acetosella	2	12	0.014	0.081	—0.827	3.3201	0.9995
Fragaria vesca	0	3	0	0.021	—1.000	1.7385	0.950

ствующего вида, ограниченной 5—8% проективного покрытия, так как на обследуемом выделе нет площадок с его более высоким обилием. Тем не менее таким сопряженностям соответствуют высокие значения индексов ассоциированности. К этой группе относятся сопряженности подроста пихты с *Calamagrostis arundinacea*, *Orobus vernus*, *Ramischia secunda*, *Majanthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, ели — с *Oxalis acetosella*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Fragaria vesca*. У подроста обеих древесных пород число статистически существенных ассоциированностей превышает число случаев достоверно установленных межвидовых отношений (в форме сопряженности видов). Если статистически существенная ассоциированность с компонентами живого покрова у подроста пихты имела место в 19 случаях, а у ели в 6 случаях, то межвидовые отношения как фактор, влияющий на размещение подроста, у пихты установлены только в отношении 5 видов ($^1/_4$ случаев ассоциированности), а у подроста ели — только для 3 видов ($^1/_2$ случаев ассоциированности). Очевидно, что ассоциированность определяется межвидовыми отношениями лишь частично и не у всех видов.

ТАБЛИЦА 3

Сопряженность подроста ели с основными компонентами живого покрова в ельнике-пихтарнике

Обилие действующего вида, проективное покрытие, %	Численность подроста ели, шт/м²				
	Fragaria vesca	*Rhytidiadelphus triquetrus*	*Oxalis acetosella*	*Hylocomium splendens*	*Pleurozium schreberi*
0	1.2±0.38	1.2±0.28	1.0±0.30	0.5±0.34	0.6±0.28
1	—	—	1.6±0.52	—	—
2.5	1.6±0.52	0.7±0.83	—	0.8±0.54	0.7±0.47
7.5	—	—	—	—	1.6±0.66
11.5	—	—	2.7±0.92	—	—
13	—	—	—	2.0±1.28	—
15.5	—	—	—	—	2.3±1.66
25	—	—	—	1.8±0.97	2.2±1.93
40	—	—	—	2.1±1.83	—
55	—	—	—	2.0±0.00	3.3±1.14
75	—	—	—	1.6±0.75	—
95	—	—	—	1.0±1.40	—

Максимальные и минимальные средние численности, найденные на основании случайных выборок, у подроста пихты составили 22.1 и 7.8, у ели — 3.1 и 0 шт/м². В сопоставлении с максимумами численности, которые контролируются непосредственно взаимодействием подроста с компонентами живого покрова (табл. 5), они представлены на диаграмме (рис. 3). Приняв амплитуду общего изменения средних численностей под-

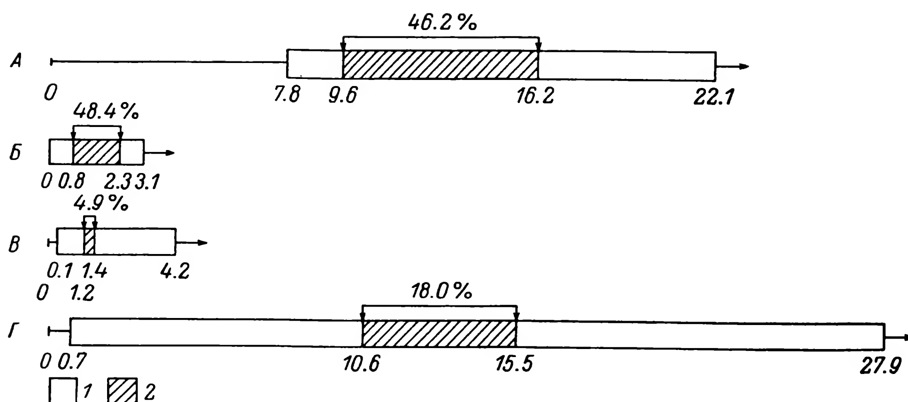


Рис. 3. Численность подроста хвойных пород, отложенная на числовых осях.

1 — общая амплитуда численности, найденная на основе случайной выборки; 2 — амплитуда численности, регулируемая действием компонентов живого напочвенного покрова.
А — подрост пихты в ельнике-пихтарнике, Б — подрост ели в ельнике-пихтарнике, В — подрост сосны на вейниково-разнотравной вырубке, Г — подрост сосны на вересковой вырубке.

роста за 100%, получаем, что на долю межвидовых фитоценотических взаимодействий приходится у подроста пихты 46.2%, а у подроста ели — 48.4%, а на долю экологической дифференциации — соответственно 53.8 и 51.6%. Следовательно, в ельнике-пихтарнике зеленомошном межвидовые отношения подроста с компонентами живого покрова и индивидуальная дифференциация по экологическим нишам вносят примерно одинаковый вклад в общую пространственную неслучайность размещения подроста.

При проведении аналогичного исследования на вересковых вырубках достоверная ассоциированность, определяемая по формуле I_1 (Злобин, 1974), у подроста сосны обнаружена с 19 видами растений вырубок из 23 возможных связей, что составляет $^8/_{10}$. Сопряженность подроста сосны,

ТАБЛИЦА 4

Сопряженность подроста пихты с основными компонентами живого напочвенного покрова в ельнике-пихтарнике

Обилие действующего вида, проективное покрытие, %	Численность подроста пихты, шт/м²					
	Hylocomium splendens	*Picea abies*	*Oxalis acetosella*	*Carex rhizina*	*Rhodobryum roseum*	*Fragaria vesca*
0	13.0±3.26	9.2±1.49	12.1±1.70	8.7±1.89	12.8±1.67	12.6±1.19
1	—	21.0±6.74	14.7±4.61	—	12.0±3.53	12.5±2.06
2	—	13.0±2.24	11.0±0.00	11.9±2.77	13.3±4.36	—
3	14.1±3.98	—	11.0±0.00	—	—	4.0±0.00
4	—	22.2±13.75	—	14.4±5.26	9.0±0.00	—
6	—	11.8±1.87	14.5±7.52	—	—	—
7.5	16.2±5.66	—	—	13.3±3.14	—	—
10	—	19.6±1.47	10.0±0.00	—	9.0±0.00	—
13	—	—	—	16.3±4.16	—	—
15.5	10.3±3.64	—	—	—	—	—
18	—	—	—	18.6±10.01	—	—
23	—	—	—	11.5±4.62	—	—
25	16.6±8.86	—	10.0±0.00	—	—	—
35	8.5±2.18	—	—	—	—	—
45	10.5±3.00	—	—	—	—	—
55	13.5±6.52	—	—	—	—	—
65	7.5±1.54	—	—	—	—	—
85	11.2±4.03	—	—	—	—	—
95	9.5±1.58	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Обилие действующего вида, проективное покрытие, %	Численность подроста пихты, шт/м²					
	Rubus saxatilis	*Majanthemum bifolium*	*Ramischia secunda*	*Orobus vernus*	*Calamagrostis arundinacea*	*Pleurozium schreberi*
0	12.5±1.15	8.2±1.40	12.6±1.51	12.3±1.45	17.8±1.54	8.4±1.18
1	—	14.3±2.94	—	—	16.3±4.74	—
2	—	12.4±3.93	—	—	—	—
3	9.5±4.80	—	—	—	—	11.8±3.03
4	—	—	—	—	15.2±2.45	—
6	—	—	10.4±3.93	13.3±7.05	—	—
7.5	—	13.8±3.88	—	—	—	13.3±4.62
10	—	—	—	—	—	—
13	—	—	—	—	—	11.0±5.09
15.5	—	—	—	—	—	—
18	—	—	—	—	—	13.0±4.58
23	—	—	—	—	—	14.0±2.99
25	—	—	—	—	—	11.5±10.50
35	—	—	—	—	—	22.0±0.00
45	—	—	—	—	—	25.3±8.68
55	—	—	—	—	—	—
65	—	—	—	—	—	24.0±0.00
85	—	—	—	—	—	—
95	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 5

Расчетные максимумы и минимумы средней численности подроста ели и пихты, обусловленные влиянием компонентов живого напочвенного покрова в ельнике-пихтарнике

Действующий вид	Средний максимум подчиненного вида (подроста), шт/м²	Средний минимум подчиненного вида (подроста), шт/м²
	Ель	
Oxalis acetosella	2.7	1.0
Fragaria vesca	1.6	1.2
Hylocomium splendens	2.4	0.5
Pleurozium schreberi	2.4	0.6
Среднее	2.27	0.82
	Пихта	
Ramischia secunda	12.7	10.4
Alchemilla vulgaris	—	—
Calamagrostis arundinacea	17.8	15.2
Oxalis acetosella	12.3	11.0
Fragaria vesca	12.8	4.0
Majanthemum bifolium	15.6	8.2
Rhodobryum roseum	13.1	9.0
Carex rhizina	20.0	8.7
Hylocomium splendens	13.0	9.5
Pleurozium schreberi	30.0	8.4
Picea abies (подрост)	21.2	9.2
Rubus saxatilis	12.8	9.5
Orobus vernus	13.3	12.3
Среднее	16.2	9.6

достоверно меняющая его численность, имела место только с 3 видами — *Calluna vulgaris*, *Polytrichum juniperinum*, *Calamagrostis epigeios* (табл. 6), что несомненно свидетельствует о малом удельном весе фитоценотических взаимодействий подроста сосны с компонентами живого покрова в сравнении с его дифференциацией по экологическим нишам.

Максимальные и минимальные средние численности подроста сосны на вересковой вырубке составили 27.9 и 0.7 шт/м². Их сопоставление с максимумами и минимумами, которые определяются межвидовыми взаимодействиями (табл. 6 и 8, рис. 3), показало, что на долю фитоценотических межвидовых взаимодействий на вересковой вырубке приходится 18% от общей суммы факторов, регулирующих размещение подроста. Дифференциация по экологическим нишам занимает соответственно 82%.

На вейниково-разнотравных вырубках достоверная ассоциированность подроста сосны обнаружена с 11 видами травяно-кустарничкового яруса, тогда как общее число возможных связей было равно 48. Достоверное влияние, хотя во многих случаях крайне незначительное на подрост сосны оказывали 7 видов — *Calamagrostis epigeios*, *Hieracium umbellatum*, *Lathyrus pratensis*, *Solidago virgaurea*, *Euphrasia officinalis*, *Trifolium lupinaster*, *Rubus saxatilis* (табл. 7). При использовании данных случайной выборки установлено, что максимальные и минимальные средние численности подроста сосны на вейниково-разнотравной вырубке составляют

ТАБЛИЦА 6

Сопряженность подроста сосны с основными компонентами живого покрова на вересковой вырубке

Обилие действующего вида, проективное покрытие, %	Численность подроста сосны, шт/м²			Обилие действующего вида, проективное покрытие, %	Численность подроста сосны, шт/м²		
	Calluna vulgaris	*Polytrichum juniperinum*	*Calamagrostis epigeios*		*Calluna vulgaris*	*Polytrichum juniperinum*	*Calamagrostis epigeios*
0	1.4±0.02	1.4±0.12	1.5±0.11	26	—	1.1±0.09	—
2	—	1.1±0.14	1.3±0 13	30	1.4±0.16	—	—
4	—	1.5±0.34	1.4±0.22	36	1.4±0.16	—	—
8	—	1.6±0.22	1.4±0.22	38	—	—	1.1±0.10
12	1.6±0.23	—	—	39	—	1.3±0.16	—
13	—	—	1.1±0.18	44	1.4±0.25	—	—
14	—	1.4±0.28	—	56	1.2± 014	—	—
18	1.2±0.11	—	—	66	—	1.5±0 21	—
19	—	1.4±0.21	—	75	1.0±0.19	—	—
24	1.3±0.21	—	—				

ТАБЛИЦА 7

Сопряженность подроста сосны с основными компонентами живого покрова на вейниково-разнотравной вырубке

Обилие действующего вида, проективное покрытие, %	Численность подроста сосны, шт/м²						
	Calamagrostis epigeios	*Hieracium umbellatum*	*Lathyrus pratensis*	*Solidago virgaurea*	*Euphrasia officinalis*	*Trifolium lupinaster*	*Rubus saxatilis*
0	1.2±0.06	1.3±0.09	1.1±0.04	1.3±0.07	1.2±0.05	1.3±0.05	1.3±0.06
1	—	—	—	—	1.4±0.11	1.1±0.06	—
2	1.2±0.07	1.2±0.04	1.1±0.01	1.3±0.06	1.2±0.31	—	—
3	—	—	—	—	—	1.1±0.05	—
6	1.4±0.19	1.2±0.09	1.2±0.09	—	—	—	—
10	—	—	—	1.2±0.11	—	—	—
11	1.2±0.09	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—	1.2±0.06
14	—	—	—	—	—	1.4±0.16	—
17	1.2±0.09	—	—	—	—	—	—
19	—	1.2±0.01	—	—	—	—	—
22	—	—	1.7±0.40	—	1.2±0.11	—	—
28	1.3±0.12	—	—	—	—	—	—
60	1.2±0.07	—	—	—	—	—	—

4.2 и 0.1 шт/м². В этой общей амплитуде численности прямыми межвидовыми взаимодействиями контролируется лишь 4.9, а экологической дифференциацией — 95.1% (табл. 8, рис. 3).

ТАБЛИЦА 8

Расчетные максимумы и минимумы средней численности подроста сосны, обусловленной влиянием компонентов живого покрова

Действующий вид	Средний максимум подчиненного вида (подроста), шт/м²	Средний минимум подчиненного вида (подроста), шт/м²
Сосна на вересковой вырубке		
Calluna vulgaris	16.0	10.0
Polytrichum juniperinum	16.0	11.0
Calamagrostis epigeios	15.0	11.0
Среднее	15.5	10.6
Сосна на вейниково-разнотравной вырубке		
Calamagrostis epigeios	1.4	1.2
Hieracium umbellatum	1.3	1.2
Lathyrus pratensis	1.7	1.1
Solidago virgaurea	1.3	1.2
Euphrasia officinalis	1.4	1.2
Trifolium lupinaster	1.4	1.1
Rubus saxatilis	1.3	1.2
Среднее	1.4	1.2

Заключение

При оценке факторов, определяющих структуру растительного покрова в литературе имелась тенденция альтернативного их определения то в духе концепции сообщества, то с точки зрения концепции континуума. Непосредственный анализ природы факторов, определяющих размещение растений, на примере подроста хвойных древесных пород под пологом леса и на вырубках показал, что пространственное размещение растений контролируется одновременно как межвидовыми взаимодействиями, так и процессом дифференциации особей по экологическим нишам. Эти два механизма не могут рассматриваться как взаимоисключающие. Сравнительная роль рассматриваемых механизмов в разных типах растительных сообществ не была одинакова. При оценке уровня целостности и степени интеграции фитоценозов на основании доли ассоциированностей в общем возможном числе связей системы фитоценоза обнаружено, что она равна $^2/_{10}$—$8/_{10}$ и различна в разных типах леса и вырубок.

Оказалось, что количество достоверных сопряженностей всегда меньше числа достоверных случаев ассоциированности, составляя $^1/_{10}$—$^6/_{10}$ их, что свидетельствует об определении значительной части ассоциированностей дифференциацией особей по экологическим нишам.

Аналогичный вывод можно сделать при рассмотрении численности подроста, контролируемой разными факторами. В ярусе травяно-кустарничкового покрова в темнохвойном лесу межвидовые взаимодействия контролируют 46—48% подроста хвойных пород, т. е. около половины общей амплитуды его численности. На вырубках эта доля снижается до 5—18%. Можно думать, что на вырубках первичный узор размещения подроста определяется прежде всего градиентами среды обитания. В процессе сукцессии — зарастания вырубки — на этот узор накладывается узор второго порядка, контролируемый в большей степени межвидовыми взаимодействиями. Роль межвидовых отношений возрастает и достигает

апогея в сложившемся сообществе, но и здесь сохраняется двойной механизм контроля размещения растений.

В рассматриваемых сообществах отчетливое воздействие на подрост древесных пород оказывают, как правило, массовые высокообильные виды травяно-кустарничкового яруса, а также растения, способные существенно преобразовывать экологические параметры среды обитания подроста. Острая конкуренция подроста с этими видами поддерживает особи подроста в разобщенном состоянии и делает несущественной их конкуренцию с другими видами сообщества. Общий узор размещения подроста в конечном итоге определяется совместным влиянием градиентов среды обитания и межвидовыми взаимоотношениями подроста с эдификаторами живого напочвенного покрова. Мнение В. Г. Карпова (1969 : 307) о том, что «типы лесов таежной зоны очень несходны по интенсивности конкуренции и механизмам взаимных отношений между растениями», сложившееся в результате изучения лесных сообществ экспериментальными методами, принципиально подтверждается при использовании методов количественной геоботаники. В каждом типе растительных сообществ складываются специфические взаимоотношения между двумя основными механизмами, которые контролируют пространственное размещение и численность подроста. Лесохозяйственная и лесокультурная деятельность могут быть эффективными лишь на базе глубокого познания удельного веса дифференциации по экологическим нишам и межвидовых взаимодействий как главнейших факторов фитоценогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Василевич В. И. (1972а). Количественные методы изучения структуры растительности. В кн.: Ботаника, 1. — Василевич В. И. (1972б). Метод оценки корреляции между обилиями видов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 1. — Гаузе Г. Ф. (1934). Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяции клеток дрожжевых грибов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 43: 69—87. — Гордягин А. Я. (1931). Общий ход и методика исследования фитоценозов Чувашской АССР. — Гордягин А. Я. (1933). Сводный отчет о работах геоботанической экспедиции в Чувашской АССР и некоторых прилегающих районах. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 93, кн. 6, Ботаника, 1. — Денисова А. В., Б. М. Миркин. (1972). Об альтернативных показателях связи, используемых при анализе биологических явлений. Науч. докл. высшей школы, Биол. науки, 3. — Злобин Ю. А. (1971). Межвидовые отношения растений и метод «ближайшего соседа». В кн.: Количественные методы анализа растительности, 2, Рига. — Злобин Ю. А. (1974). Использование техники факторного анализа для изучения фитоценотической структуры живого напочвенного покрова в лесу. В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа. — Ильинский А. П., М. А. Посельская. (1929). К вопросу об ассоциированности растений. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 20 — Ипатов В. С. (1971). Исследования структуры растительных сообществ. Автореф. докт. дисс. Тарту. — Карпов В. Г. (1968). Современные достижения и перспективы развития каузальной фитоценологии в Советском Союзе. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. — Карпов В. Г. (1969). Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. — Кац Н. Я. (1930). Основные закономерности растительных сообществ и понятие «ассоциация». Бюлл. МОИП, отд. биол., 39, 1—2. — Кац Н. Я. (1943). На пути к познанию структуры лесных фитоценозов. Бот. ж., 28, 4. — Кац Н. Я. (1974). О свойствах растений и их сочетаниях в природных условиях в настоящем и прошлом. Бот. ж., 59, 4. — Пачоский И. К. (1925). Социальный принцип в растительном царстве. Ж. Русск. бот. общ., 10, 1—2. — Прозоровский А. В. (1940). Изучение биоценотических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов. Сов. бот., 5—6. — Раменский Л. Г. (1924). Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Вестн. опытн. дела. январь—декабрь. Воронеж. — Уранов А. А. (1935). О сопряженности компонентов растительного покрова. Уч. зап. факульт. естествозн. Моск. гос. пед. инст. им. Ленина, 1. — Уранов А. А. (1955). Количественное выражение межвидовых отношений в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — Уранов А. А. (1968). К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе. В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — Шахов А. А. (1946). Формирование фитоценоза (ценогенез). Бюлл. МОИП, отд. биол., 51, 4—5. — Clark P. J.. F. C. Evans. (1955). On some aspects of spatial pattern in biological population. Science, 121 : 397—398. — Dale M. B. (1970). Systems analysis and ecology. Ecology. 51, 1. — Dawson G. W. P. (1951). A method for investigation the relationship between the distri-

bution of individuals of different species in plant community. Ecology, 32, 2. — F e k e t e G., J. S z u j k o-L a c z a. (1973). Interspecific correlation of plant in oakwood at increasing blok size. Acta biol. Acad. sci. Hung., 24, 1—2. — G l e a s o n H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club, 53, 7—26. — G o o d a l l D. W. (1966). The nature of the mixed community. Proceed. Ecol. Soc. Austral., 1. — H a r d i n G. (1960). The competitive exclusion principle. Science, 131 : 1292—1297. — K e r s h a w K. A. (1963). Pattern in vegetation and its causality. Ecology, 44, 2. — K e r s h a w K. A. (1964). Quantitative and dynamic ecology. — P i e l o u E. C. (1961). Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest-neighbour relationships. J. Ecol., 49, 2. — P i e l o u E. C. (1962a). Runs of one species with respect to another in transects through plant populations. Biometrics, 18, 4. — P i e l o u E. C. (1962б). The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. J. Ecol., 50, 2. — P i e l o u E. C. (1969). An introduction to mathematical ecology. — P o o r e M. E. (1964). Integration in the plant community. Brit. Soc. Jubilee Sympos. — W e s t h o f f V. (1967). Problems and use of structure in the classification of vegetation. Acta Bot. Neerl., 15, 3. — W h i t t a k e r R. H. (1970a). Communities and ecosystems. — W h i t t a k e r R. H. (1970б). The population structure of vegetation. In: Tüxen R. (ed.) Gesellschaftsmorphologie. — Y a r r a n t o n G. A. (1966). A plotless method of sampling vegetation. J. Ecol., 54, 1.

Ульяновский
сельскохозяйственный
институт.

Получено 7 I 1975.

SUMMARY

The best approaches to the study of mechanisms which determine the interspecific associations and pattern of plant cover are described. Three techniques are suggested for evaluation of the specific gravity of differentiation along the ecological niches and interspecifc interrelation: a) the comparison of total number of possible connections in the system of phytocoenosis with the number of statistically essential interspecific associations of plants, b) the comparison of the number of statistically essential cases of interspecific association with the number of contingency cases which are true sensu A. A. Uranov, c) the estimation of the total amplitude of the species number variation with comparison of the amplitude of the species number variation caused directly by plant interactions. The young growth of fir spruce and pine trees show the nonchalance of occurrence of individual regulating ecological differentiation and interspecific associations in different forest types as well as cutting areas. The quantitative estimation of these mechanisms' specific gravity in different types of phytocoenoses is given.

УДК 581.524.44 (470.323)

Ю. Н. Нешатаев, В. Д. Собакинских

СНИЖЕННЫЕ АЛЬПЫ И ТИМЬЯННИКИ ЗАПОВЕДНОГО УРОЧИЩА БАРКАЛОВКА (КУРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

YU. N. NESHATAEV, V. D. SOBAKINSKIKH. THE LOWERED ALPS AND THYME COMMUNITIES IN THE RESERVATION REGION BARKALOVKA (KURSK DISTRICT)

Приводятся результаты геоботанического картирования территории урочища Баркаловка — одного из классических местообитаний *Daphne juliae* K.-Pol. Целью картирования были изучение и фиксация основных закономерностей распределения растительности на участке в момент его перехода в заповедный режим. Выделено три группы местообитаний сниженно-альпийцев — реликтовых растительных группировок, свойственных участкам с близким залеганием карбонатных пород. Установлено, что главный компонент этих сообществ *D. juliae* имеет широкое распространение в пределах урочища и способен захватывать новые местообитания.

Среди классических мест обитания реликтовой растительности Среднерусской возвышенности известно и урочище Баркаловка, расположенное в Горшеченском районе Курской области. В 1969 г. наиболее сохранившаяся часть урочища (38 га) была включена в состав Центрально-Черноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина (ЦЧЗ). Краткая характеристика этого участка заповедника дана А. М. Краснитским (1971).

В связи с установлением на территории урочища заповедного режима возникла необходимость детального флористического и геоботанического обследования его и составления крупномасштабной карты растительности. Материалы этих исследований и положены в основу настоящего сообщения. Детальное крупномасштабное картирование уникального участка с реликтовой растительностью проведено впервые. В итоге были изучены основные закономерности распределения растительности на этом участке в момент перехода его в заповедный режим.

Несмотря на то что урочище Баркаловка является одним из классических мест обитания *Daphne juliae*,[1] флора и растительность его оставались слабо изученными.

Травяно-кустарничковые группировки на выходах мела с реликтовыми растениями (волчеягодником Юлии *Daphne juliae*, овсецом пустынным *Helictotrichon desertorum*, шиверекией подольской *Schivereckia podolica* и др.) давно обратили на себя внимание многих исследователей растительного покрова среднерусской лесостепи (Алехин, 1924, 1926; Козо-Полянский, 1926, 1931; Мешков, 1951; Виноградов и Голицын, 1954; Голицын, Медведев, 1954; Барабаш и Голицын, 1962; Гроссет, 1964, и др.). Благодаря Б. М. Козо-Полянскому эти группировки получили образное название «сниженных альп».

Сниженно-альпийская растительность достаточно полно выражена в урочище Баркаловка, хотя небольшие участки ее имеются на вершинах меловых бугров и в соседнем урочище Городное, расположенном в 1.5 км

[1] Латинские названия растений приводятся по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

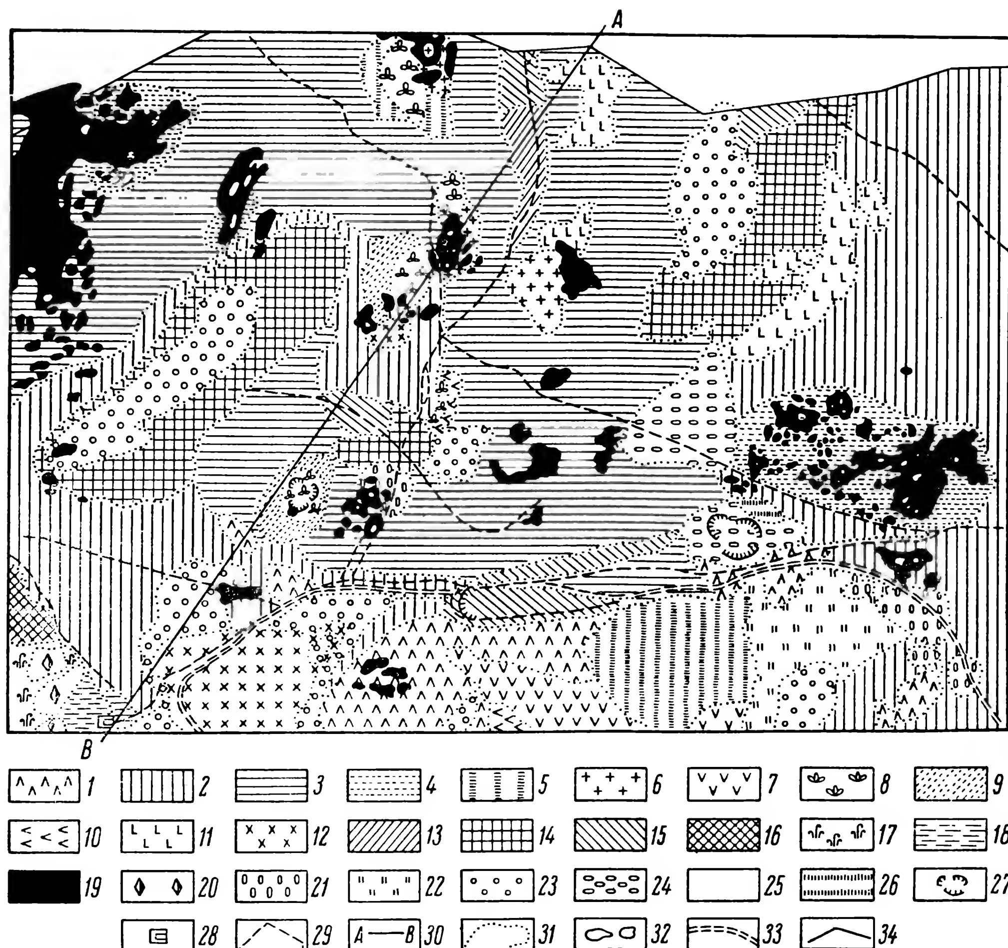


Рис. 1. Фрагмент карты растительности северной части урочища Баркаловка.
Легенда помещена в тексте.

от Баркаловки и также вошедшем в состав ЦЧЗ. Но бо́льшая часть урочища Городное в настоящее время занята порослевой дубравой.

Территория урочища Баркаловка характеризуется необычайно сложным эрозионно-аккумулятивным рельефом, сильно преобразованным карстовыми явлениями. Характерными элементами рельефа являются разновозрастные террасные останцы, имеющие вид холмов (корвежки). Почвы представлены черноземами различной мощности, сформированными на меловых породах, которые местами выходят на поверхность в виде щебенки. Все это способствует сочетанию на ограниченной территории урочища большого количества экологических ниш, что обеспечивает значительное разнообразие высших сосудистых растений. По данным ботаника ЦЧЗ О. С. Игнатенко, здесь насчитывается 417 видов растений. Только в суходольной части урочища встречается 318 видов сосудистых растений, которые не заходят в низкие заболоченные местообитания долины речки Апочки, впадающей в р. Быстрик (левый приток р. Оскола).

Детальное геоботаническое обследование урочища было проведено в августе 1972 г. Материал для картирования собирался выборочно-статистическим методом (Нешатаев, 1971). По ходовым линиям через 25 м закладывалось 10 учетных площадок размером 0.5 × 0.5 м в каждой точке пикетажной сети, закрепленной в натуре на длительное время. Кроме того, при составлении карты растительности (М. 1 : 2000) производилась тщательная глазомерная съемка границ контуров в фенологически контрастные периоды (рано весной и поздно осенью).

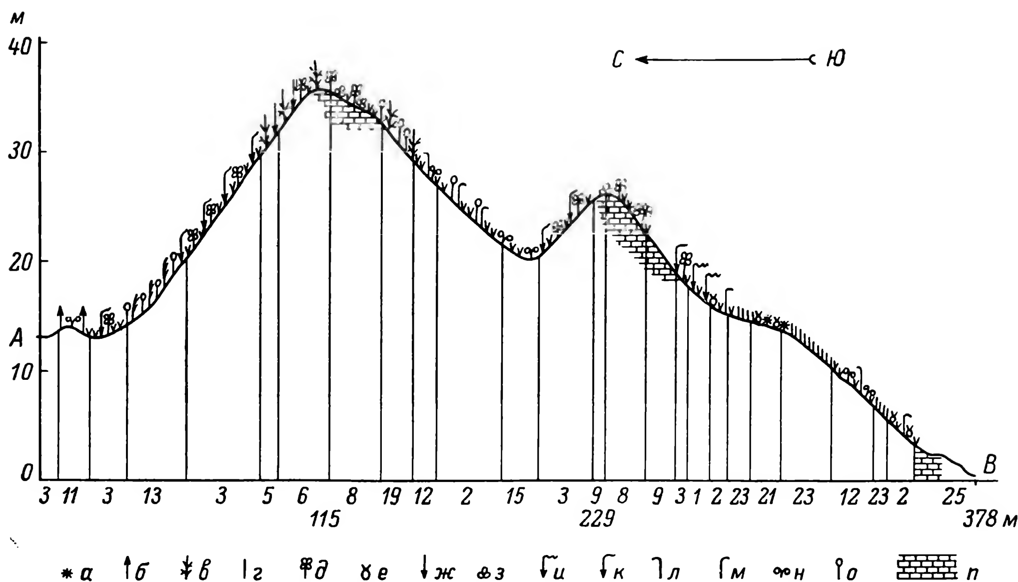


Рис. 2. Поперечный профиль через суходольную часть урощича Баркаловка.

1—25 — порядковые номера ассоциаций из легенды к фрагменту карты; *А—В* — линия экологического профиля; *а* — *Artemisia austriaca*, *б* — *Calamagrostis epigeios*, *в* — *Caragana frutex*, *г* — *Cichorium intybus*, *д* — *Daphne juliae*, *е* — *Festuca sulcata*, *ж* — *Helictotrichon desertorum*, *з* — *Schiverechia podolica*, *и* — *Stipa capillata*, *к* — *S. pennata*, *л* — *Zerna inermis*, *м* — *Z. riparia*, *н* — луговое разнотравье, *о* — степное разнотравье, *п* — меловая щебенка.

Растительность Баркаловки связана с выходами мела и представляет, согласно взглядам Н. П. Виноградова и С. В. Голицына (1954), южный вариант сниженных альп. По классификации А. Р. Мешкова (1951), территория Баркаловки относится к Центральному меловому району.

Daphne juliae, по данным С. В. Голицына и Н. П. Медведева (1954), сохранилась на Среднерусской возвышенности лишь в 10—15 местах, и весь ареал ее находится в пределах современной Курской области. Центр его размещения — хутор Заячье в Горшеченском районе — расположен по соседству с урочищем Баркаловка. Первую попытку детального изучения строения травяно-кустарничковых сниженно-альпийских группировок с *D. juliae* в окрестностях этого хутора сделали Г. И. Барабаш и С. В. Голицын (1962). Ими выделено и подробно охарактеризовано четыре группы ассоциаций. Эти исследования показывают поразительную приспособленность *D. juliae* к современным условиям: она мирится даже с жестоким скотобоем и присутствует на залежных участках. Авторы делают вывод, что *D. juliae* нельзя назвать растением вымирающим. К аналогичным выводам приводят и наши исследования ее сообществ в Баркаловке.

В условиях достаточно хорошего задернения луговых степей *D. juliae* редко бывает доминантом и чаще выступает как физиономически контрастный и хорошо заметный содоминант среди злакового и разнотравного покрова.

Мы выделяем три группы местообитаний сниженно-альпийцев с *D. juliae*, представляющих различные участки злаковых и разнотравно-злаковых луговых степей и меловых обнажений.

I. **Злаковые и разнотравно-злаковые** (с ковылями и овсецом пустынным) **луговые степи** с постоянным участием в травостое осоки низкой и заметной ролью в сложении травяно-кустарничкового яруса *D. juliae* (вершины останцов и их склоны северной, северо-западной и западной экспозиции).

II. **Тимьянники** с *D. juliae* на выходах мела (крутые склоны останцов южной экспозиции).

III. **Короткокорневищно-дерновиннозлаковые луговые степи** с *D. juliae* (наиболее возвышенная, плакорная часть урочища).

Все указанные выше группы местообитаний сниженно-альпийской растительности нашли свое место в общей классификации растительности урочища Баркаловка. Их пространственные связи хорошо прослеживаются на фрагменте геоботанической карты северной части урочища (рис. 1) и на профиле, пересекающем урочище в меридиональном направлении (рис. 2).

ЛЕГЕНДА К ФРАГМЕНТУ КАРТЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ УРОЧИЩА БАРКАЛОВКА

Степная растительность

Ассоциации:

1. Stipa pennata — Carex humilis.
2. Zerna riparia — Festuca sulcata — Carex humilis.
3. Stipa pennata — Daphne juliae — Carex humilis.
4. Stipa pennata + Caragana frutex — Daphne juliae — Carex humilis.
5. Helictotrichon desertorum — Daphne juliae — Carex humilis.
6. Helictotrichon desertorum + Caragana frutex — Daphne juliae — Carex humilis.
7. Stipa capillata — Daphne juliae — Carex humilis.
8. Daphne juliae — Schivereckia podolica + Carex humilis.
9. Koeleria talievii — Thymus cretaceus.
10. Onosma simplicissimum + степное разнотравье — Thymus cretaceus.

Луговая растительность

Ассоциации:

11. Calamagrostis epigeios + степное разнотравье + луговое разнотравье.
12. Zerna inermis + степное разнотравье + луговое разнотравье.
13. Poa angustifolia + степное разнотравье + луговое разнотравье.
14. Луговое разнотравье + степное разнотравье + Stipa pennata.
15. Луговое разнотравье + Zerna riparia.
16. Высокотравье + Phragmites communis.

Болотная растительность

Ассоциации:

17. Phragmites communis — Stellaria palustris.

Водная растительность

Ассоциации:

18. Potamogeton pectinatus + Veronica beccabunga.

Кустарниковая растительность

Ассоциации:

19. Caragana frutex + степное разнотравье.
20. Salix cinerea — высокотравье.

Сорная растительность

Ассоциации:

21. Artemisia austriaca + Medicago falcata — Festuca sulcata.
22. Elytrigia intermedia + степное разнотравье.
23. Cichorium intybus — Medicago falcata.
24. Potentilla humifusa + Carex humilis.
25. Urtica dioica + Nepeta cataria + Ballota nigra.
26. Sonchus oleraceus + Chenopodium album.

Дополнительные знаки

27 — добыча песка и мела на вершинах холмов.
28 — родник.
29 — дороги, тропы.
30 — линия экологического профиля 1972 года.

Границы

31 — ассоциаций.
32 — распространения *Caragana frutex*.
33 — бывшего стойбища.
34 — урочища Баркаловка.

I. Среди злаковых и разнотравно-злаковых луговых степей с участием *D. juliae* и *Carex humilis* можно выделить шесть ассоциаций:

1) Stipa pennata — Daphne juliae — Carex humilis;
2) Stipa pennata + Caragana frutex — Daphne juliae — Carex humilis;
3) Helictotrichon desertorum — Daphne juliae — Carex humilis;
4) Helictotrichon desertorum + Caragana frutex — Daphne juliae — Carex humilis;
5) Stipa capillata — Daphne juliae — Carex humilis;
6) Daphne juliae — Schivereckia podolica + Carex humilis.

Эти ассоциации занимают около 70 % площади степной части урочища и по господствующим видам могут быть отнесены к разным формациям. Так, первые две ассоциации принадлежат к формации перистоковыльной, третья и четвертая — к пустынноовсецовой, пятая — к тырсовой и, наконец, шестая — к формации волчеягодника на меловых обнажениях. Ниже приводится характеристика этих ассоциаций.

1. Низкоосоково-волчеягодниково-перистоковыльная ассоциация (Stipa pennata — Daphne juliae — Carex humilis). Ее фитоценозы образуют сплошные массивы на северных склонах меловых холмов. Она занимает площадь около 6 га (16%) урочища; это его часть, наименее затронутая влиянием человека. Именно здесь отмечено наибольшее количество *Daphne juliae*, создающей весной сплошной ярко-розовый аспект. Летом она теряется среди травостоя, но к осени, на фоне побуревшей травы, вновь хорошо заметны ее зеленые листья.

Stipa pennata — основной доминант в этих сообществах — является дерновинным лугово-степным мезоксерофитом. До установления режима заповедности в урочище *S. pennata* совместно со *S. capillata* также занимал бо́льшие площади. По словам старожилов, здесь устраивали «палы», с одной стороны, для уничтожения запасов ветоши, с другой — для ослабления конкурентной мощи ковылей. Разумеется, тогда преследовались чисто практические цели — улучшение качества травостоя для выпаса домашних животных. Установленный после 1969 г. режим абсолютной заповедности резко изменил условия существования *Daphne juliae* и сопутствующих ей видов. Ковыли уже в первые годы заповедания накопили большую массу ветоши, что угнетающе подействовало на

окружающие растения, в том числе и на *Carex humilis*, которая имеет здесь проективное покрытие от 5 до 20%. Но, как ни странно, угнетение *Daphne juliae* не наступило. По-видимому, такие условия для нее обычны. Цветению *D. juliae* ранней весной не препятствует ни одно растение, а летом частичное затенение высоким, преимущественно злаковым травостоем предохраняет ее от палящих лучей солнца. Из видов разнотравья здесь характерны: *Salvia pratensis*, *S. nutans*, *Centaurea sumensis*, *Iris aphylla*, *Echium rossicum*, *Arenaria ucrainica*, *Leucanthemum vulgare*. Некоторые из них создают в определенное время года красочные аспекты. Корневищные злаки (*Zerna riparia*, *Z. inermis*, *Agropyron intermedium*) в общем строении ассоциации не играют большой роли и встречаются в виде отдельных пятен. Наименьшую роль в сложении травостоя играют бобовые: *Genista tinctoria*, *Trifolium alpestre*, *T. montanum*, *Medicago falcata*. Они распространены диффузно и характеризуются незначительным обилием, что объясняется длительным интенсивным выпасом до заповедания урочища.

Самым характерным видом данной ассоциации является *Daphne juliae*. В мае, во время цветения, ее среднее проективное покрытие достигает 40%. Высота *D. juliae* варьирует в пределах 3—30 см, число особей на 1 $м^2$ может достигать 20. Фитоценозы этой ассоциации, видимо, наиболее благоприятны для ее существования.

2. Низкоосоково-волчеягодниково-карагано-перистоковыльная ассоциация (Stipa pennata + Caragana frutex — Daphne juliae — Carex humilis) характеризуется сильным развитием караганника, или дерезы (*Caragana frutex*). Присутствие этого степно-лугового ксеромезофильного кустарника резко меняет физиономию сообщества и его ярусное сложение. Участки этой ассоциации занимают небольшие площади (0.3 га) и приурочены в основном к тропам и дорогам. Проективное покрытие *C. frutex* колеблется в пределах 5—70%. *Daphne juliae* занимает здесь более скромное место. Проективное покрытие ее колеблется от 5 до 20%. Здесь отмечены и специфические виды степно-лугового разнотравья — *Phlomis tuberosa* и *Filipendula hexapetala*.

Caragana frutex является сильным эдификатором, отличается неприхотливостью и имеет совпадающее по времени с *Daphne juliae* цветение, поэтому может быть ее опасным конкурентом.

3. Низкоосоково-волчеягодниково-пустынноовсецовая ассоциация (Helictotrichon desertorum — Daphne juliae — Carex humilis) по сравнению с предыдущей представлена менее сомкнутыми сообществами (общее проективное покрытие растительности не более 40—60%), занимающими самые возвышенные, продуваемые места, где снег весной не задерживается долго и интенсивно стаивает, а летние осадки быстро сбегают по склону. Засушливые условия, более суровый температурный режим зимой, а также меньшая толщина гумусового горизонта и даже выходы местами на поверхность щебенки мела не благоприятствуют произрастанию многих обычных лугово-степных видов. Здесь находят приют лишь более выносливые виды, такие как *Helictotrichon desertorum* и растения меловых обнажений: *Euphorbia seguieriana*, *Thymus cretaceus*, *Echinops ritro*, *Helianthemum nummularium*, *Polygala sibirica*, *Alexitoxicum cretaceum*, *Hypericum elegans*, *Silene chersonensis*.

4. Низкоосоково-волчеягодниково-карагано-пустынноовсецовая ассоциация (Helictotrichon desertorum + Caragana frutex — Daphne juliae — Carex humilis) занимает местоположения вблизи зарослей караганника или окаймляет их. В фитоценозах этой ассоциации *Helictotrichon desertorum* как слабо конкурентный вид отступает под натиском *Caragana frutex*, проективное покрытие которой колеблется от 20 до 40%. Режим заповедности несомненно повлечет образование более сомкнутого сообщества, но распространение *C. frutex* на новые площади будет сдерживаться отсутствием достаточного слоя гумуса, необходимого для ее нормального развития вблизи меловых обнажений.

5. Низкоосоково-волчеягодниково-тырсовая áссоциация (Stipa capillata — Daphne juliae — Carex humilis) занимает преимущественно склоны южной и юго-восточной экспозиции. Участки ассоциации рассредоточены в разных местах урочища. Общая площадь их равна 1 га. *Stipa capillata* занимает в сообществах этой ассоциации доминирующее положение (проективное покрытие 30—90%). Это сильный эдификатор, который за небольшой срок после введения заповедного режима накопил значительный запас ветоши, что отрицательно сказалось в первую очередь на состоянии *Daphne juliae* и *Carex humilis*. *Daphne juliae* здесь очень низкоросла и слабо плодоносит, несмотря на то что весной наблюдалось нормальное ее цветение. *Carex humilis* встречается пятнами, ее проективное покрытие колеблется от 1 до 5%. Характерным для сообществ данной ассоциации является обилие растений меловых местообитаний.

6. Низкоосоково-шиверекиево-волчеягодниковая ассоциация (Daphne juliae — Schiverеckia podolica + Carex humilis) приурочена к обнажениям мела и занимает небольшую площадь (0.1 га). В пределах урочища она отмечена в трех разрозненных местах. Кроме того, крупное пятно этой ассоциации зафиксировано за пределами заповедного урочища (по южной его границе), где обращает на себя внимание обилие *Helictotrichon desertorum*, тогда как в пределах заповедного урочища отмечены лишь его всходы. *Schivereckia podolica* хорошо переносит сильные ветры и не вымерзает в бесснежные зимы. Добыча мела и неумеренный выпас скота до создания заповедника способствовали поддержанию меловых обнажений. После заповедания они начали заметно задерновываться и, вероятно, может появиться опасность исчезновения *Sch. podolica*.

Daphne juliae, являясь доминантом сообщества совместно с *Sch. podolica*, имеет слабо развитую надземную вегетативную часть, ксилоподий ее часто обнажен. Обычными видами в сообществах этой ассоциации являются растения меловых обнажений: *Euphorbia seguieriana*, *Hypericum elegans*, *Alexitoxicum cretaceum*, *Helianthemum nummularium*.

II. Тимьянники с *Daphne juliae* включают всего одну ассоциацию — волчеягодниково-тимьянниковую (Daphne juliae — Thymus cretaceus), занимающую участки выходов мела на крутых склонах корвежек южной экспозиции. Это устойчивые меловые обнажения, которые постоянно поддерживаются водной эрозией. Фитоценозы волчеягодниково-тимьянниковой ассоциации имеют ничтожное проективное покрытие, что позволяет говорить о них как о начальных стадиях формирования растительного покрова, или, наоборот, о последних стадиях его дигрессии.

Daphne juliae на этих участках явно угнетена, ее обнаженный ксилоподий имеет уродливую форму, кора на нем растрескивается. Следует отметить, что боковые веточки *D. juliae* прекрасно укореняются и со временем могут заменить уродливые материнские особи. Встречаются здесь изредка и угнетенные дернинки *Stipa pennata*.

III. Короткокорневищно-дерновиннозлаковые луговые степи с *Daphne juliae* представлены также лишь одной ассоциацией — низкоосоково-типчаково-прямокостровой (Zerna riparia — Festuca sulcata — Carex humilis), которая занимает обширную площадь (3 га) и является самой неустойчивой в пределах урочища.

За несколько лет заповедного режима урочища в структуре сообществ этой ассоциации произошли следующие изменения: 1) создались огромные запасы ветоши, что в первую очередь отрицательно сказалось на *Carex humilis*, цветение которой происходит рано весной, когда наличие ветоши сдерживает ее развитие; 2) заметно увеличила свое участие в травостое группа бобовых; 3) произошло интенсивное обсеменение территории ковылями (*Stipa pennata* и *S. capillata*), массовые всходы которых отмечены нами во время картирования; *Festuca sulcata* — бывший доминант — перешла в подчиненное положение и ее место занял *Zerna riparia*.

Все эти изменения затронули и группу разнотравья, которая характеризуется здесь большим разнообразием. Из 111 видов сосудистых растений, встреченных в фитоценозах этой ассоциации, виды разнотравья составляют 77%. Несмотря на то что видовой состав разнотравья не изменился, многие виды, в том числе и аспективные, резко уменьшили свое обилие. Однако *Daphne juliae* слабо отреагировала на перечисленные изменения, лишь несколько расширила площадь своего местообитания.

Интересно отметить, что *D. juliae* в виде единичных всходов встречена нами и на небольших залежных участках, заброшенных 25 лет тому назад.

На основании сказанного выше можно сделать следующие выводы.

1. Установление режима заповедности на территории урочища Баркаловка в 1969 г. в целом благоприятно повлияло на состояние сообществ с *Daphne juliae*, *Helictotrichon desertorum* и, возможно, приведет к некоторому уменьшению обилия *Schivereckia podolica*.

2. Детальное изучение и картирование растительных группировок сниженных альп Баркаловки позволили наметить ряд восстановительных сукцессий, начавшихся после организации заповедника на этой территории. В процессе изменения растительности в пределах рассматриваемых контуров в настоящее время идет восстановление сообществ, ранее находившихся на разных стадиях дигрессии, вплоть до сомкнутых.

3. *Daphne juliae* — главный реликт этих сообществ — оказалась удивительно приспособленной к современным условиям сниженных альп Центрального мелового района и способна захватывать новые местообитания и залежные участки.

В дальнейшем будут проводиться повторные картирования участка для наблюдений за изменениями его растительности. Для этого заложена сеть реперных квадратов и фиксированный на местности профиль. Последующие картирования целесообразно проводить через определенные промежутки времени, в том же масштабе и по той же методике.

ЛИТЕРАТУРА

А л е х и н В. В. (1924). Зональная и экстразональная растительность Курской области в связи с разделением на естественные районы. Почвоведение, 30, 1—2. — А л е х и н В. В. (1926). Растительность Курской губернии. — Б а р а б а ш Г. И. и С. В. Г о л и ц ы н. (1962). К характеристике травяно-кустарничковых группировок с *Daphne juliae* K.-Pol. Бот. ж., 47, 12. — В и н о г р а д о в Н. П. и С. В. Г о л и ц ы н. (1954). Сниженные альпы и тимьянники Средне-Русской возвышенности. Бот. ж., 39, 3. — Г о л и ц ы н С. В., Н. П. М е д в е д е в. (1954). Волчеягодник Юлии. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 17. — Г р о с с е т Г. Э. (1964). Материалы по истории флоры и растительности. Систематическое положение, экология и генезис ареала *Daphne juliae* K.-Pol. (*D. cneorum* L.). Бюлл. МОИП, отд. биол., 30, 5. — К о з о - П о л я н с к и й Б. М. (1926). Черноземный рододендрон. Воронежск. краевед. сб., IV. — К о з о - П о л я н с к и й Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. — К р а с н и т с к и й А. М. (1971). Новые участки Центрально-Черноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина. Бот. ж., 56, 5. — М е ш к о в А. Р. (1951). Районы флоры меловых и известняковых обнажений Средне-Русской возвышенности. Бот. ж., 36, 3. — Н е ш а т а е в Ю. Н. (1971). Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций.

Ленинградский государственный университет
и
Центрально-Черноземный государственный заповедник,
Курск.

Получено 22 XI 1974.

SUMMARY

The geobotanical mapping of the territory of Barkalovka region (Central Chernozem State reservation) undertaken during the first years of reservating made it possible to determine the boundaries of different plant communities, to discover their ecological specificity and to mark the dynamic rows for communities containing relict species — *Daphne juliae*, *Helictotrichon desertorum*, *Schivereckia podolica*.

УДК 577.42 : 581.162.1[581.524.441+581.524.444.3]

И. М. Кислюк, Е. И. Денько

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК АРКТИЧЕСКИХ И БОРЕАЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К УСЛОВИЯМ СЕВЕРА

I. M. KISLYUK, E. I. DENKO. THERMOSTABILITY OF CELLS IN ARCTIC AND BOREAL PLANTS AND ITS SIGNIFICANCE FOR ADAPTATION TO THE CONDITIONS OF THE NORTH

Исследована устойчивость к нагреву движения протоплазмы и способности к плазмолизу клеток листьев цветковых растений о. Врангеля (40 видов) и северного побережья Охотского моря (78 видов). Клетки арктических и аркто-альпийских видов, как правило, менее устойчивы к действию высокой температуры, чем клетки бореальных видов. У 4 видов обнаружена меньшая теплоустойчивость клеток тундровых экотипов по сравнению с таежными.

В результате многолетних исследований в области цитоэкологии животных и растений установлено, что у многих видов и родов, обитающих при сравнительно низких температурах, клетки и белки менее теплоустойчивы, чем у их более теплолюбивых сородичей (Александров, 1963, 1975; Ушаков, 1964; Библь, 1965). У цветковых растений эта закономерность обнаружена у ряда различающихся по экологии и распространению представителей флор умеренных широт, субтропиков и тропиков (Александров, 1956; Lange, 1959; Фельдман, 1964; Язкулыев, 1964, 1969; Фельдман и др., 1970; Фельдман, Каменцева, 1971; Фельдман и др., 1975, и др.). Однако почти нет экспериментальных данных о связи между теплоустойчивостью клеток и температурой существования северных растений. Н. Л. Фельдман и М. И. Лютова (1962) показали, что у 3 видов морских трав (*Zostera marina*, *Z. pacifica* и *Phyllospadix scouleri*), имеющих северный ареал или приуроченных к холодным течениям, теплоустойчивость клеток ниже, чем у более южного и растущего в прогреваемых верхних горизонтах литорали вида (*Z. nana*). Однако Библь (Biebl, 1968) и Ридмюллер-Шёльм (Riedmüller-Schölm, 1974) нашли, что теплоустойчивость 23 видов цветковых растений Западной Гренландии и 12 видов сосудистых растений Центральной Аляски летом сопоставима с теплоустойчивостью некоторых (очень далеких от них в систематическом отношении) растений Средней Европы, Средиземноморья и даже пустынь.

Таким образом, вопрос, изменяется ли терморезистентность клеток и их белков в процессе приспособления высших растений к жизни при низких температурах, остается открытым. Как будет показано ниже, ответ на этот вопрос важен как для выяснения биологического смысла соответствия уровня терморезистентности клеток и белков степени теплолюбивости видов, так и для понимания некоторых механизмов приспособления растений к условиям севера.

Мы исследовали первичную теплоустойчивость [1] клеток ряда растений арктической тундры (о. Врангеля), среди которых преобладали аркти-

[1] Под первичной теплоустойчивостью клеток подразумевается их устойчивость к краткосрочным нагревам, выявляемая сразу после их действия, когда в клетках

ческие и аркто-альпийские виды. Для сравнения мы выбрали группу растений, характерных для таежной зоны. Помимо возможности изучить устойчивость близких таксонов (например тундровых и лесных экотипов одного вида), этот материал удобен тем, что разница в теплоустойчивости не могла быть объяснена приспособлением к перегревам в естественных условиях. Изученные нами растения северной тайги (Охотское побережье Магаданской области) в основном относятся к бореальным видам, приспособившимся к существованию в более благоприятном по сравнению с арктическим, но еще достаточно холодном климате.

Материал и методика

Работа проводилась в течение лета 1972 и 1973 гг. на о. Врангеля и летом 1973 и 1974 гг. под Магаданом. На о. Врангеля, входящем в подзону арктических тундр (Петровский, 1967), исследования проводились в районе бухты Роджерса. По характеру растительности этот район можно отнести к переходной полосе от арктической к высокоарктической тундре (Юрцев, 1974). Для острова характерны умеренно холодная зима и очень холодное влажное лето (Клюкин, 1960). Здесь было исследовано 40 видов травянистых растений, в подавляющем большинстве арктических и аркто-альпийских. Одни из них вне Арктики не встречаются или распространяются на юг только по высокогорьям, другие растут и в лесной зоне, но основная часть их ареала лежит в Арктике.

В Магаданской области работа проводилась на побережье Охотского моря в окрестностях Магадана и поселков Хасын и Снежная Долина в долинах рек Хасын и Дукча. Этот район, входящий в состав бореальной флористической области, относится к подзоне северной тайги (Юрцев, 1974). Для него также характерны умеренно суровая зима, а лето — значительно более теплое, чем на о. Врангеля (Клюкин, 1960). Здесь было изучено 78 видов травянистых цветковых растений. Их можно объединить в широкую группу бореальных и гипоарктических видов, которые либо совсем не достигают Арктики, либо проникают только в ее южные районы.

Средние многолетние данные о летних температурах в местах проведения работы таковы (Клюкин, 1960):

	Среднемесячная температура (°С)		
	июня	июля	августа
о. Врангеля, б. Роджерса 70° с. ш.	0.5	2.4	1.8
пос. Хасын (Магаданская обл.) 60° с. ш.	8.4	13.4	11.7

Для определения теплоустойчивости растительных клеток были выбраны два показателя их жизнедеятельности: один из самых чувствительных к нагреву — движение протоплазмы — и один из наиболее устойчивых — способность к плазмолизу. Листья или их кусочки прогревали в воде и затем просматривали под микроскопом (объектив 70× в. и. или 90× м. и., окуляры 5×). Находили минимальную температуру 5-минутного (в отдельных опытах также 20- и 40-минутных) нагрева, после которого в эпидермальных клетках прекращается движение протоплазмы. Используя другие кусочки листьев, находили температуру 5-минутного нагрева, после которого эпидермальные клетки теряют способность к плазмолизу в 1 *M* KNO_3. Величина теплоустойчивости представлена в виде средней из 6—12 определений с доверительными границами ($M \pm mt$, где M — среднее арифметическое, m — среднее квадратическое отклонение, t — критерий Стьюдента для $P < 0.05$).

еще мало выражены деструктивное последействие и процессы репарации (Александров, 1964).

Результаты

Прежде чем перейти к сравнению теплоустойчивости клеток двух групп северных растений, распространенных в арктической тундре и северной тайге, рассмотрим изменения теплоустойчивости их клеток в течение вегетационного периода. У всех растений, изученных ранее в лаборатории цитофизиологии и цитоэкологии Ботанического института АН СССР (около 20 видов из средней полосы европейской части СССР и более южных районов), было обнаружено повышение устойчивости клеток к нагреву в процессе развития листа. Показано, что оно не зависит от изменений температуры среды, а связано с внутренними факторами и в первую очередь с прекращением роста листьев (Горбань, 1972).

Среди 26 достаточно подробно исследованных видов таежных растений выявлено разнообразие в характере изменений теплоустойчивости клеток листьев в течение вегетационного сезона. У большинства видов растений клетки молодых листьев имели сравнительно низкую теплоустойчивость, а клетки более зрелых (и завершивших свой рост) листьев приобретали более высокую (в среднем на 1.5°) устойчивость, которая в дальнейшем не менялась. Примером такого характера изменений теплоустойчивости, измеряемой по подавлению движения протоплазмы, служит *Caltha arctica* subsp. *sibirica* (рис. 1, *1*). В то же время у *Sedum purpureum* более низкая теплоустойчивость обнаруживается лишь у самых молодых (длиной 5—7мм) верхушечных листьев. Клетки молодых еще растущих листьев средних ярусов в начале лета уже имеют такую же теплоустойчивость, как и клетки завершивших свой рост старых листьев в конце вегетационного периода. Отсутствие разницы в устойчивости у молодых активно растущих листьев и листьев, закончивших рост (в том числе перезимовавших), мы отмечали также у *Pyrola incarnata* (рис. 1, *2*). Напротив, клетки *Pulsatilla dahurica* повышали теплоустойчивость в течение всего лета, даже после того, как рост листьев по всем видимым признакам прекращался (рис. 1, *3*).

Выявленное разнообразие в изменении теплоустойчивости клеток в процессе онтогенеза показывает, что у растений разных видов корреляция между увеличением устойчивости и замедлением ростовых процессов выражена в разной степени, а у некоторых видов, возможно, вообще отсутствует.[2]

Определение теплоустойчивости клеток тундровых растений проводилось на листьях, завершивших рост. Как показало измерение размеров листьев, у большинства изученных растений о. Врангеля первые листья заканчивают свой рост к началу июля. Теплоустойчивость клеток выросших листьев, как правило, не меняется до конца лета. На рис. 1, *4* в качестве примера приведены данные о теплоустойчивости клеток листьев *Polemonium boreale*. Лишь у двух из 26 достаточно подробно изученных видов (*Oxygraphis glacialis* и *Artemisia arctica*) теплоустойчивость клеток, определяемая по движению протоплазмы, несколько повысилась к концу вегетационного периода (на 0.9 и 0.6° соответственно). Постоянство величины теплоустойчивости клеток (по крайней мере в течение большей части вегетационного периода) у большинства изученных растений тундры, возможно, связано с более ранним (по сравнению с таежными растениями) прекращением или замедлением роста их листьев в естественных условиях.

Опыт цитоэкологических исследований показывает, что зависимость уровня теплоустойчивости клеток и их белков от температурных условий местообитания проявляется при сравнении достаточно близких таксонов — видов одного рода или родов одного семейства, различающихся по теплолюбивости. Это объясняется тем, что уровень теплоустойчивости определяется целым рядом особенностей структуры и метаболизма, присущих

---

[2] И. С. Горбань (1968) на колеоптилях пшеницы показала, что существующая в норме корреляция между ростом и изменением теплоустойчивости в эксперименте (при торможении роста) может быть нарушена.

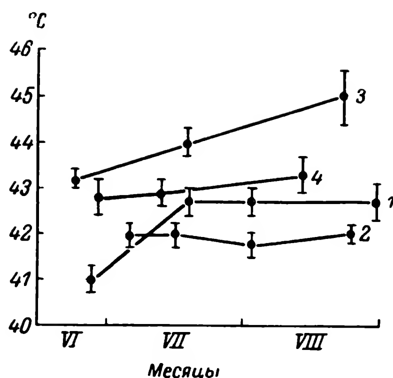


Рис. 1. Теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках листьев некоторых видов растений в течение лета.

Растения Охотского побережья: *1* — *Caltha arctica* subsp. *sibirica* (Regel) Tolm., *2* — *Pyrola incarnata* Fisch. ex DC., *3* — *Pulsatilla dahurica* (Fisch.) Spreng. Растения о. Врангеля: *4* — *Polemonium boreale* Adams. *По оси абсцисс* — месяцы; *по оси ординат* — минимальная температура 5-минутного нагрева (°C), останавливающего движение протоплазмы.

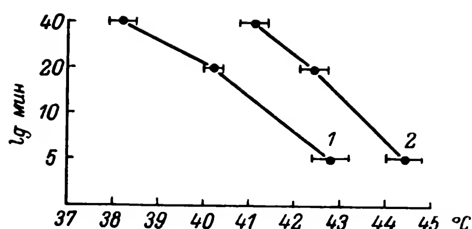


Рис. 2. Теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках листьев двух видов *Polemonium*.

1 — *P. boreale* (о. Врангеля), *2* — *P. villosum* (Охотское побережье). *По оси абсцисс* — температура нагрева (°C), *по оси ординат* — время сохранения движения (логарифмическая шкала).

отдельным родам и, возможно, семействам. Для одних родов, и, по-видимому, семейств характерна высокая, для других — низкая теплоустойчивость клеток. Так например, известна высокая теплоустойчивость клеток осоки. Даже северные ее виды имеют более высокую теплоустойчивость клеток, чем ряд тропических растений из других таксонов. Поэтому мы начнем сравнение теплоустойчивости клеток тундровых и таежных растений с сопоставления этого признака у видов одного рода, различающихся по географическому распространению и экологии (табл. 1). Одни из сравниваемых видов довольно близки между собой, другие относятся к разным секциям или подродам. Тем не менее во всех случаях мы получили сходные результаты. Ниже приводим их краткое описание.

Как видно из табл. 1, характерный для Арктики циркумполярный вид *Alopecurus alpinus* имеет более низкую (по обоим изученным показателям) теплоустойчивость клеток, чем бореальный вид *A. aequalis*. Два вида мятлика, аркто-альпийский *Poa arctica* и бореальный *Poa pratensis* имеют одинаковую устойчивость клеток по признаку движения протоплазмы. Однако по способности к плазмолизу, т. е. к действию высоких, вызывающих необратимое повреждение температур, клетки бореального вида более устойчивы. Четкая разница в теплоустойчивости клеток существует между двумя видами осоки — арктическим *Carex lugens* и широко распространенным в таежной зоне *C. globularis*.

Сходная картина обнаруживается среди изученных двудольных. Характерный для средней полосы Арктики, но продвигающийся далеко на север вид щавеля *Rumex arcticus* имеет более низкую теплоустойчивость клеток, чем *R. acetosella*, распространенный в умеренных широтах.

Три изученных вида *Claytonia* являются аркто-альпийскими растениями. *C. arctica* (о. Врангеля) и *C. sarmentosa* (Охотия) близки по устойчивости клеток, а клетки *C. eschscholtzii* (Охотия) значительно более теплоустойчивы. Возможно, это связано с тем, что, судя по наблюдениям на Охотском побережье, *C. eschscholtzii* приурочена к более прогреваемым и сухим участкам, чем *C. sarmentosa*, растущая у воды, под пологом других растений.

Гипоарктический вид *Cerastium beeringianum* имеет менее устойчивые к нагреву клетки, чем близкий бореальный вид *C. caespitosum*, широко распространенный в умеренном поясе и проникающий только на южные окраины Арктики.

ТАБЛИЦА 1

Теплоустойчивость эпидермальных клеток листьев некоторых видов растений арктической тундры и северной тайги

Вид	Температура 5-минутного нагрева (°C), подавляющего	
	движение протоплазмы	способность к плазмолизу
Растения о. Врангеля		
Alopecurus alpinus Sm.	43.2±0.2	57.0±0.3
Poa arctica R. Br.	43.4±0.1	56.3±0.3
Carex lugens H. T. Holm	45.7±0.2	58.5±0.2
Rumex arcticus Trautv.	42.3±0.2	49.8±0.6
Claytonia arctica Adams	43.0±0.2	56.2±0.3
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	43.2±0.2	58.2±0.4
Ranunculus nivalis L.	41.2±0.2	—
R. sulphureus Soland.	43.3±0.3	—
R. pygmaeus Wahlb.	42.9±0.2	—
Cardamine digitata Richards	43.0±0.3	—
Saxifraga nelsoniana D. Don	43.2±0.2	—
S. nivalis L.	43.5±0.3	—
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	44.0±0.3	—
S. platysepala (Trautv.) Tolm.	45.5±0.3	—
S. cernua L.	44.5±0.1	—
S. caespitosa L.	43.5±0.2	—
Primula tschuktschorum Kjelm.	40.9±0.2	52.0±0.3
Polemonium boreale Adams	43.0±0.2	—
Myosotis asiatica Schischk. et Serg.	42.8±0.8	—
Myosotis asiatica *	42.1±0.2	—
Senecio atripurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	41.3±0.2	55.9±0.3
Taraxacum chamissonis Greene	42.6±0.1	57.6±0.5
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.	42.6±0.1	57.7±0.3
Растения Охотского побережья		
Alopecurus aequalis Sobol.	45.1±0.2	57.8±0.3
Poa pratensis L.	43.7±0.2	57.4±0.4
Carex globularis L.	48.3±0.2	60.0±0.6
Rumex acetosella L.	44.5±0.2	52.8±0.6
Claytonia eschscholtzii Cham.	45.2±0.2	57.5±0.5
C. sarmentosa C. A. Mey.	43.5±0.2	57.1±0.3
Cerastium caespitosum Gilib.	44.6±0.2	59.4±0.4
Stellaria ciliatosepala Trautv.	42.3±0.3	—
S. monantha Hult.	43.6±0.3	—
S. radians L.	43.1±0.2	—
Ranunculus monophyllus Ovcz.	44.5±0.2	—
R. gmelinii DC.	42.6±0.2	—
R. sceleratus L.	43.8±0.3	—
Cardamine umbellata Greene	43.6±0.2	—
C. tenuifolia Turcz.	44.3±0.3	—
Arabis septentrionalis N. Busch	43.4±0.2	—
A. media N. Busch	45.2±0.1	—
Saxifraga punctata L.	44.2±0.3	—
S. nudicaulis D. Don	45.1±0.2	—
S. redowskiana Sternb.	46.6±0.2	—
S. spinulosa Adams	47.4±0.3	—
Primula cuneifolia Ledeb.	42.4±0.2	56.1±0.5
Polemonium villosum Rud.	44.4±0.2	—
Myosotis suaveolens W. et K.	43.7±0.3	—
Senecio vulgaris L.	42.6±0.3	57.8±0.3
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	43.6±0.3	59.0±0.3

* Данные Г. Г. Шухтиной, полученные на Таймыре.

Все виды звездчатки были исследованы в таежной зоне. У них была измерена только устойчивость движения протоплазмы. По этому признаку клетки арктической *Stellaria ciliatosepala* несколько менее устойчивы, чем клетки *S. monantha*, вида, живущего в сходных климатических условиях, и бореальной *S. radians*.

Три вида лютика, исследованные на о. Врангеля, являются характерными арктическими растениями, проникающими в наиболее высокоширотные районы Арктики и лишь ограниченно выходящими за ее пределы по высокогорьям. Теплоустойчивость движения протоплазмы в их клетках заметно ниже, чем у представителя той же секции *Ranunculus monophyllus*, распространенного преимущественно в лесной зоне. Сравнительно высокую теплоустойчивость этой функции имеет и *R. sceleratus*, вид, широко распространенный в северном полушарии за исключением арктической зоны. Исследованный под Магаданом гипоарктический вид *R. gmelinii* по изучаемому признаку не отличается от арктических видов. Однако следует отметить, что, распространяясь до южных районов лесной зоны, этот вид обычен и в тундровых, расположенных далеко на севере районах. В частности, он встречается и на о. Врангеля. Низкую теплоустойчивость его клеток можно связать и с его экологией. *R. gmelinii* растет в очень влажных местах, очень часто в воде, т. е. в более прохладных условиях, чем два других изученных в тайге вида лютика.

Исследованный на о. Врагеля аркто-альпийский вид *Cardamine digitata* имеет немного, но достоверно более низкую теплоустойчивость клеток, чем два бореальные вида того же рода, исследованные в таежной зоне и чуждые Арктике. Четкая корреляция между теплоустойчивостью клеток и температурными условиями существования видов наблюдается у представителей рода *Arabis*. Оба вида были исследованы в северной тайге. *A. septentrionalis* — растение тундровое, в тайге встречается обычно во влажных тенистых местах. *A. media* в основном приурочен к таежной зоне, где обычно растет на достаточно хорошо прогреваемых участках. Клетки его листьев почти на 2° более теплоустойчивы.

Теплоустойчивость движения протоплазмы у шести изученных на о. Врангеля арктических и аркто-альпийских видов *Saxifraga* лежит в пределах 43.2—45.5°, а у четырех гипоарктических и гипоаркто-монтанных видов из северной тайги варьирует от 44.2 до 47.4°. Остается пока неясным, почему в группе арктических и аркто-альпийских видов самую высокую теплоустойчивость имеет наиболее высокоарктическая *S. platysepala*. Возможно, что объяснение этого факта будет получено после изучения близкородственных этому виду бореальных и более южных видов камнеломки.

Два первоцвета, изученные на о. Врангеля и в северной тайге, представляют собой обособленные эндемичные виды, аркто-альпийские по своему распространению. Но *Primula cuneifolia* продвигается южнее и в Арктике встречается только на ее южных окраинах. Соответственно этому она имеет более высокую теплоустойчивость клеток по обоим исследованным признакам, чем *P. tschuktschorum*.

Уровень теплоустойчивости клеток двух видов *Polemonium* также соответствует степени теплолюбивости каждого вида. Значительная часть ареала *P. boreale* находится в Арктике. *P. villosum* приурочен к лесной зоне, проникает довольно далеко на юг и в Арктике не встречается. Он имеет более высокую теплоустойчивость клеток. Более подробное исследование этих растений показало, что лесной вид синюхи имеет клетки, более устойчивые не только к 5-минутным, но и к более продолжительным нагревам (рис. 2).

Myosotis asiatica характерна для сухих тундр и каменистых склонов умеренной Арктики и для альпийских лужаек более южных районов Западной Сибири, Алтая, Кавказа. В наших опытах был обнаружен необычайно большой разброс величин теплоустойчивости клеток листьев этого вида. Тем не менее, используя также неопубликованные данные Г. Г. Шухтиной, полученные на очень большом материале на Таймыре, можно обнаружить более низкую теплоустойчивость клеток *M. asiatica* по сравнению с *M. suaveolens*, которая распространена как в таежной, так и в степной зонах.

Аркто-альпийский вид *Senecio atripurpureus* имеет заметно сниженную теплоустойчивость клеток по сравнению с не заходящим в Арктику

S. vulgaris. Два близких вида одуванчика *Taraxacum chamissonis* и *T. ceratophorum* растут как в тундре, так и в таежной зоне. *T. arcticum* — вид арктический. Растущие на о. Врангеля экземпляры *T. chamissonis* и *T. arcticum* имеют одинаковую теплоустойчивость клеток, более низкую, чем у *T. ceratophorum* в окрестностях Магадана. У нас не было возможности исследовать *T. chamissonis* в Охотии и *T. ceratophorum* на о. Врангеля. Поэтому остается открытым естественно возникающий вопрос: существуют ли различия в теплоустойчивости клеток у арктических и бореальных рас этих видов?

До сих пор исследование растений одного вида в северных и южных точках ареала и растений, пересаженных за границы их естественного распространения, показывало одинаковую теплоустойчивость их клеток, что позволило прийти к выводу о константности этого признака, характерного для каждого вида (Александров, 1963, 1975; Каменцева, 1974). Мы исследовали тундровые и таежные популяции шести видов северных растений (табл. 2). У двух из них внутривидовые различия по данному признаку не были обнаружены. Одинаковую устойчивость клеток имеют два подвида *Cerastium beeringianum* — тундровый *C. beeringianum* subsp. *bialynickii* и таежный *C. beeringianum* subsp. *beeringianum*. Также не различаются по теплоустойчивости клеток тундровые и северо-таежные популяции *Valeriana capitata*.

У четырех других исследованных растений мы обнаружили четкие внутривидовые различия в устойчивости, коррелирующие с разницей в температурных условиях существования подвидов или рас. При исследовании *Caltha arctica* на о. Врангеля и под Магаданом мы имели дело с двумя замещающими географическими расами. *C. arctica* subsp. *arctica* — арктическая сибирско-американская раса, *C. arctica* subp. *sibirica* — бореальная дальневосточная раса, распространяющаяся да-

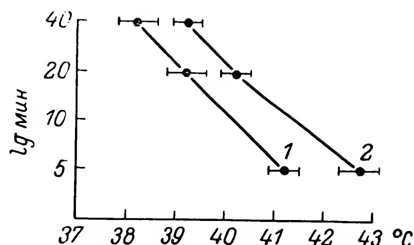
ТАБЛИЦА 2

Теплоустойчивость эпидермальных клеток листьев тундровых и таежных экотипов

Вид	Температура 5-минутного нагрева (°С), подавляющего	
	движение протоплазмы	способность к плазмолизу
Растения о. Врангеля		
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.	43.2±0.2	
Caltha arctica R. Br. subsp. *arctica*	41.3±0.1	53.2±0.6
Rhodiola rosea L.	44.5±0.2	56.5±0.4
Pedicularis sudetica Willd. subsp. *nova-zemlyae* Hult.	42.4±0.2	54.7±0.5
Valeriana capitata Pall.	42.3±0.1	
Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov	44.1±0.1	56.5±0.3
Растения Охотского побережья		
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. subsp. *beeringianum*	43.4±0.2	
Caltha arctica R. Br. subsp. *sibirica* (Regel) Tolm.	42.7±0.2	56.9±0.6
Rhodiola rosea L.	45.5±0.3	58.3±0.4
Pedicularis sudetica Willd. subsp. *pacifica* Hult.	43.5±0.3	56.1±0.4
Valeriana capitata Pall.	42.4±0.2	
Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov	45.7±0.3	56.1±0.5

Рис. 3. Теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках листьев двух подвидов *Caltha arctica*.

1 — *C. arctica* subsp. *arctica* (о. Врангеля), 2 — *C. arctica* subsp. *sibirica* (Охотское побережье). *По оси абсцисс* — температура нагрева (°С), *по оси ординат* — время сохранения движения (логарифмическая шкала).



леко на юг, вплоть до северной Японии (Толмачев, 1971). Четкая приуроченность двух рас к различным условиям обитания проявилась в разной устойчивости их клеток как к 5-минутным, так и к более продолжительным нагревам (рис. 3).

Клетки растущей на о. Врангеля высокоарктической расы гипоарктомонтанного вида *Rhodiola rosea* менее устойчивы к нагреву, чем клетки бореальной расы, распространенной на побережье Охотского моря.

С четкими внутривидовыми различиями мы встретились также у арктоальпийского вида *Pedicularis sudetica* и арктического вида *Artemisia arctica*. *P. sudetica* subsp. *nova-zemlyae* растет на островах Ледовитого океана и представляет собой высокоарктическую расу. *P. sudetica* subsp. *pacifica* в основном приурочен к югу тундровой и к северу таежной зоны. Теплоустойчивость его клеток достоверно выше по обоим показателям. Тундровый и таежный экотипы *Artemisia arctica* различаются по теплоустойчивости движения протоплазмы и одинаковы по устойчивости способности к плазмолизу.

Таким образом, данные, представленные в табл. 1, показывают, что виды, живущие при сравнительно низких температурах, о чем можно судить по их географическому распространению и экологии, имеют более низкую теплоустойчивость клеток по сравнению с более теплолюбивыми видами тех же родов. Данные табл. 2 показывают, что эта закономерность может распространяться и на внутривидовые таксоны.

Для того чтобы охарактеризовать весь полученный материал (40 видов, изученных на о. Врангеля, и 78 — в таежной зоне), были построены кривые распределения видов по устойчивости движения протоплазмы клеток их листьев к 5-минутным нагревам (рис. 4). Как показано на этом рисунке, среди растений, исследованных в арктической тундре, 9 видов (22%) имеют теплоустойчивость клеток, не превышающую 42.0°. Такую низкую устойчивость клеток имеет только один из изученных в Охотии бореальных видов — *Chrysosplenium alternifolium*, растение, встречающееся и в Арктике, в частности на о. Врангеля. Большинство тундровых растений имеет первичную теплоустойчивость клеток, определяемую по устойчивости движения протоплазмы, в пределах от 42.1 до 43.0°, большинство таежных — от 43.1 до 44.0°. Теплоустойчивость выше 45.0° среди растений арктической тундры обнаружена у 2 видов (арктическая *Saxifraga platysepala* и гипоарктическая *Carex lugens*), т. е. у 5% общего числа, среди растений таежной зоны — у 23 видов (29%). При этом среди

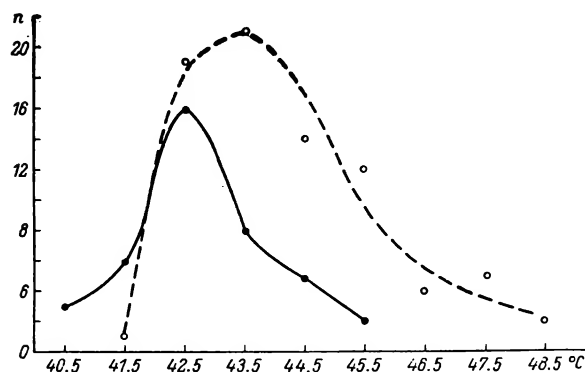


Рис. 4. Распределение исследованных видов растений о. Врангеля и Охотского побережья по уровням теплоустойчивости клеток их листьев.

Сплошная линия — растения о. Врангеля, *прерывистая линия* — растения Охотского побережья. *По оси абсцисс* — температура 5-минутного нагрева (°С), останавливающего движение протоплазмы (средины классов); *по оси ординат* — число видов *n*.

тундровых растений не было обнаружено ни одного вида с теплоустойчивостью клеток выше 46.0°, а среди таежных такую устойчивость имеют 11 видов (14%). Наиболее высокой теплоустойчивостью клеток (выше 46 и 47°) обладают, помимо упомянутых уже видов *Carex* и *Saxifraga*, представители некоторых родов, не встречающихся обычно на Крайнем Севере — *Majnthemum*, *Smilacina*, *Sedum*. Таким образом, общая характеристика всех изученных на Северо-Востоке растений по признаку теплоустойчивости их клеток подтверждает вывод, сделанный на основании сравнения близких таксонов.

Обсуждение

Результаты нашей работы показывают, что арктические и аркто-альпийские виды, распространенные в арктической тундре (о. Врангеля), как правило, имеют меньшую теплоустойчивость клеток, чем бореальные и гипоарктические виды, характерные для северной тайги. В чем заключается значение этой закономерности? Показано, что клетки арктических растений менее устойчивы как к умеренным нагревам, подавляющим движение протоплазмы, т. е. вызывающим их обратимое повреждение, так и к более интенсивным нагревам, подавляющим способность к плазмолизу и вызывающим гибель клеток. Нельзя предположить, что повышенная по сравнению с тундровыми растениями теплоустойчивость клеток северотаежных растений является приспособлением для защиты от перегревов. Ни один из исследованных видов не обитает в условиях, при которых он может страдать от действия высокой температуры. Кроме того, можно считать доказанным, что арктическая флора является более молодой по сравнению с бореальной. Ее формирование происходило путем приспособления элементов других флор, существовавших ранее в более благоприятных условиях к климату, который становился все холоднее (Толмачев, Юрцев, 1970). Поэтому совершенно закономерно вслед за В. Я. Александровым (1956, 1965, 1975) и Броком (Brock, 1967, 1969) поставить вопрос следующим образом: почему приспособление к условиям, в которых одним из ведущих факторов естественного отбора является низкая температура в активный период жизни особей, вызывает снижение устойчивости к действию высокой температуры? Смысл гипотезы Александрова (1965, 1975) состоит в следующем. Показано, что разница в первичной теплоустойчивости клеток отражает различия в устойчивости протоплазматических белков. Устойчивость белков к нагревам является в свою очередь одним из косвенных показателей конформационной гибкости белковых молекул. Более высокая устойчивость свидетельствует о большей жесткости (ригидности) белковых макромолекул. Холодолюбивые организмы должны обладать макромолекулами со сравнительно большей конформационной подвижностью, так как это свойство обеспечивает способность осуществлять при низких температурах обязательные для их нормального функционирования конформационные переходы. Повышенная жесткость макромолекул (и тем самым повышенная теплоустойчивость белков и клеток) препятствует активной жизни в холодных условиях Брок (1967, 1969) дает сходное объяснение неспособности термо- и мезофильных микроорганизмов жить при низких температурах.

Разница в теплоустойчивости клеток у тундровых и таежных растений значительно меньше (1—1.5, иногда 2°), чем разница в температуре воздуха в их местообитаниях в период вегетации (превышающая 10°). Это связано, во-первых, с тем, что разница в температуре листьев, по-видимому, меньше, чем в температуре воздуха. Во-вторых, незначительная разница в теплоустойчивости может отражать существенную разницу в степени конформационной гибкости белковых молекул (Александров, 1975). Тот факт. что разница в первичной теплоустойчивости клеток растений из разных климатических зон количественно невелика и проявляется, как правило, лишь при сравнении достаточно близких

таксонов, объясняет, по-видимому, противоречие наших данных с цитированными выше материалами Библя (1968) и Ридмюллер-Шёльм (1974). Кроме того, первичная устойчивость — лишь составная часть общей устойчивости, которую определяли австрийские ученые (повреждение регистрировалось ими через несколько дней после прогрева). В частности, мы еще мало знаем о сравнительной способности клеток растений разных климатических зон репарировать тепловое повреждение.

Северные растения, подобно растениям других климатических зон, всесторонне приспосабливаются к неблагоприятным условиям (см. обзоры: Тихомиров, 1963, 1973; Savile, 1972). С одной стороны, в основном благодаря своим морфологическим особенностям и выбору экологических ниш с наиболее благоприятным микроклиматом они максимально улавливают и используют столь дефицитное для Арктики тепло. Этот способ приспособления можно рассматривать как адаптацию путем «избегания» повреждающего фактора (Levitt, 1972). С другой стороны, у многих из них обнаружена способность к активному метаболизму при низких температурах, что является наиболее эффективной и полной адаптацией к холодному и короткому арктическому лету. Как показывают наблюдения и экспериментальные исследования, по крайней мере у ряда арктических растений важнейшие жизненные процессы не только сохраняются при температурах около 0°, но и достигают своей максимальной активности при температурах, необычно низких. Сниженный температурный оптимум видимого фотосинтеза у некоторых арктических и аркто-альпийских растений по сравнению с более южными обнаружили, например, Муни с соавторами (Mooney, Billings, 1961; Mooney, Johnson, 1965), Пизек с сотрудниками (Pisek и др., 1969), Т. В. Герасименко и О. В. Заленский (1973), Майо с соавторами (Mayo и др., 1973) и др. Как правило, наряду с низким температурным оптимумом отмечался и сниженный температурный максимум фотосинтеза — температура, вызывающая полное его подавление (см. обзор: Pisek, 1973).

На основании полученных нами результатов и изложенной выше гипотезы В. Я. Александрова можно предположить, что высокий уровень конформационной подвижности белковых макромолекул, который находит отражение в пониженной теплоустойчивости клеток, обусловливает важнейшую особенность растений Арктики — способность расти и развиваться при температурах, являющихся низкими для растений других климатических зон. По-видимому, наибольшее значение этот способ приспособления имеет для видов с ограниченными ареалами, не выходящими за пределы холодных областей. У видов с широкими ареалами можно ожидать формирования северных рас с пониженной теплоустойчивостью клеток. Примером этого могут служить наши данные о разной теплоустойчивости клеток у *Caltha arctica* subsp. *arctica* и *C. arctica* subsp. *sibirica* или у *Pedicularis sudetica* subsp. *nova-zemlyae* и *P. sudetica* subsp. *pacifica*. Эти результаты также еще раз указывают на возможность использования уровня первичной теплоустойчивости клеток в качестве дополнительного показателя таксономических различий у растений (Александров, 1956; Фельдман и др., 1970, 1975).

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. ж., 41, 7. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. ТР. БИН АН СССР, сер. IV, Экспер. бот., 16. — (Александров В. Я.) Alexandrov V. Ya. (1964). Cytophysiological and cytoecological investigations of resistance of plant cells toward the action of high and low temperature. Quart. Rev. Biol., 39, 1. — Александров В. Я. (1965). О биологическом смысле соответствия уровня теплоустойчивости белков температурным условиям существования вида. Усп. совр. биол., 60, 1. — Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. — Библь Р. (1965). Цитологические основы экологии растений. — Герасименко Т. В., О. В. Заленский. (1973). Суточная и сезонная динамика

фотосинтеза у растений острова Врангеля. Бот. ж., 58, 11. — Горбань И. С. (1962). О связи роста и теплоустойчивости растительных клеток. Цитология, 4, 2. — Горбань И. С. (1968). Влияние β-индолилуксусной кислоты и гидразида малеиновой кислоты на растяжение и теплоустойчивость колеоптилей пшеницы. Цитология, 10, 1. — Горбань И. С. (1972). Возрастные изменения устойчивости растительных клеток к различным повреждающим агентам. Бот. ж., 57, 10. — Каменцева И. Е. (1974). Теплоустойчивость некоторых функций клеток листа эфемероидных и длительно вегетирующих видов *Allium*. Бот. ж., 59, 11. — Клюкин Н. К. (1960). Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. — Петровский В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. Бот. ж., 52, 3. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Тихомиров Б. А. (1973). Пути и формы приспособления растений к среде Крайнего Севера. В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. — Толмачев А. И. (1971). Род *Caltha*. Арктическая флора СССР, 6. — Толмачев А. И., Б. А. Юрцев. (1970). История арктической флоры и ее связи с историей Полярного бассейна. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. — Ушаков Б. П. (1964). Исследование теплоустойчивости клеток и протоплазматических белков пойкилотермных животных в связи с проблемой вида. В кн.: Клетка и температура среды. — Фельдман Н. Л. (1964). Теплоустойчивость клеток листьев весенних эфемероидов с различными сроками вегетации. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Фельдман Н. Л., Н. Д. Агапова, И. Е. Каменцева, Г. Г. Шухтина. (1975). Теплоустойчивость разных клеточных функций листьев и лепестков в роде *Ornithogalum*. Бот. ж., 60, 1. — Фельдман Н. Л., З. Т. Артюшенко, Г. Г. Шухтина. (1970). Теплоустойчивость клеток представителей некоторых родов сем. *Amaryllidaceae*. Бот. ж., 55, 12. — Фельдман Н. Л., И. Е. Каменцева. (1971). Теплоустойчивость клеток и внутриклеточных белков весеннего и летнего белоцветников (*Leucojum*). Цитология, 13, 4. — Фельдман Н. Л., М. И. Лютова. (1962). Исследование теплоустойчивости некоторых морских трав. Бот. ж., 47, 4. — Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. — Язкулыев А. (1964). Теплоустойчивость клеток некоторых злаков Туркмении. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Язкулыев А. (1969). Об отличии в устойчивости клеток к нагреву, высокому гидростатическому давлению и этиловому спирту у близкородственных видов растений, отличающихся по срокам вегетации. Цитология, 11, 2. — Biebl R. (1968). Über Wärmhaushalt und Temperaturresistenz arctischer Pflanzen in Westgrönland. Flora, B, 157, 3. — Brock T. D. (1967). Life at high temperatures. Science, 158, 3804. — Brock T. D. (1969). Microbial growth under extreme conditions. In: Microbial growth. Cambridge. — Lange O. L. (1959). Untersuchungen über Wärmhaushalt und Hitzerestenz mauretanischer Wüsten- und Savannenpflanzen. Flora, 147, 4. — Levitt J. (1972). Responses of plants to environmental stresses. — Mayo J. M., Don G. Despain, E. M. van Zinderen Bakker. (1973). CO_2 assimilation by *Dryas integrifolia* on Devon Island Northwest Territories. Canad. J. Bot., 51, 3. — Mooney H. A., W. D. Billings. (1961). Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. Ecol. monogr., 31, 1. — Mooney H. A., W. Johnson. (1965). Comparative physiological ecology of an arctic and an alpine population of *Thalictrum alpinum* L. Ecology, 46, 5. — Pisek A. (1973). Photosynthesis. In: Temperature and life. — Pisek A., W. Larcher, W. Moser, I. Pac. (1969). Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. Flora, B, 158, 6. — Riedmüller-Schölm H. E. (1974). The temperature resistance of Alaskan plants from the continental boreal zone. Flora, 163, 3. — Savile D. B. O. (1972). Arctic adaptation in plants.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
институт цитологии АН СССР
Ленинград.

Получено 4 VI 1975.

SUMMARY

Thermostability of the protoplasmic streaming and the capacity for plasmolysis in leaf cells in arctic and arcto-alpine species from arctic tundra (Wrangel Island) is lower than that in boreal species about northern taiga (the northern coast of Okhotsk Sea). In 4 species the tundra ecotypes display lower thermostability of cells than the taiga ones. The results obtained are dicussed in terms of an hypothesis from a correlation between the degree of conformational flexibitily of protein macromolecules and the temperature of species' life.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 51.0001.2 : 578.083 : 582.262.24

А. Ф. Лукницкая, В. Н. Максимов

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА МАТЕМАТИЧЕСКОГО ПЛАНИРОВАНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТА ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

A. F. LUKNITSKAYA, V. N. MAKSIMOV. THE APPLICATION OF THE METHOD OF MATHEMATICAL PLANNING OF AN EXPERIMENT IN CULTIVATION OF DESMIDIAL ALGAE

Описаны результаты серии опытов, проведенных с применением метода математического планирования по типу полного факторного эксперимента, «крутого восхождения» (по Боксу—Уилсону) и различных вариантов этих методов. Целью опытов было установление оптимального состава среды при культивировании десмидиевых водорослей на примере *Closterium acerosum*. Данный метод дает возможность одновременного изучения разнородных факторов, а также их взаимодействия. Серии опытов для четырех факторов, каждый из которых был взят на двух уровнях, позволили выявить рецепт среды, на котором рост *Cl. acerosum* был наилучшим.

Десмидиевые водоросли являются исключительно интересным объектом для изучения целого ряда биологических явлений. Их необычайный полиморфизм, повышенные формообразовательные способности, в значительной степени обусловленные своеобразным строением хромосом (наличие диффузных центромеров), возможность индуцирования полового процесса и ряд других особенностей сделали эту группу зеленых водорослей объектом морфологических, цитологических, цитофизиологических и генетических исследований. Однако при работе с десмидиевыми водорослями обычно возникают большие затруднения при введении их в лабораторную культуру. Труднейшим этапом при попытках культивирования этих водорослей является создание оптимальных условий роста, развития и размножения клеток, что в первую очередь требует подбора соответствующих питательных сред.

Прежде чем приступить к изложению собственных данных по культивированию десмидиевых водорослей, изложим вкратце историю культивирования десмидиевых водорослей. Чтобы наглядно показать, насколько различные в количественном и качественном отношениях рецепты сред предлагали разные авторы, мы составили сводную таблицу, в которой представлены наиболее известные рецепты для культивирования широко распространенных видов десмидиевых водорослей, относящихся к родам *Closterium*, *Cosmarium*, *Euastrum*, *Micrasterias*, *Netrium*, *Pleurotaenium*, *Staurastrum* (табл. 1). Для удобства сравнения количественных соотношений солей все их концентрации были приведены к одному показателю (1 мг на 1 л дистиллированной воды).

Как видно из таблицы, количественное содержание солей в рецептах рекомендуемых сред колеблется в очень значительных пределах. Так например, количество фосфата калия в среде Чурды в 20 раз меньше, чем в среде Лефевра, а в среде Прингсгейма почти в 10 раз больше, чем в среде Вариса. То же можно сказать и о сернокислом магнии. Кроме того, из семи приведенных сред, помимо соединений азота, фосфора и магния, только в пяти содержатся еще и кальций в виде хлористой или азотнокислой

ТАБЛИЦА 1

Некоторые из наиболее часто используемых рецептов сред для культивирования десмидиевых водорослей (цифры — мг/л)

Компоненты среды	Prings-heim, 1918	Czurda, 1926	Léfèvre, 1937	Waris, 1953	Korn, 1969	Ben, 1970	Yeh, Gibor, 1970
KNO_3	1000	200	200	100	—	202	—
$K_2HPO_4(KH_2PO_4)$	200	20	400	27	6	22.7	75
$MgSO_4$	200	10	200—300	24	100	61.6	75
$CaCl_2$	—	—	—	28	—	—	25
$Ca(NO_3)_2$	—	—	100—400	—	100	59.0	—
$FeCl_3(FeSO_4)$	—	Следы	Следы	26	0.25	—	Следы
$NaNO_3$	—	—	—	—	—	—	250
NaCl	—	—	—	—	—	—	25
Этилен-диамин-тетрауксусная кислота (ЭДТА)	—	—	—	25	2.5	—	—
Витамин B_{12}	—	—	—	—	1	—	—
Глицин	—	—	—	—	75	—	—
Микроэлементы	—	—	—	+	+	+	—

Примечание. + — присутствие в питательной среде данного вещества в общепринятых дозировках, — — его отсутствие в среде.

соли в количестве от 25 до 400 мг/л, а также хлористое или сернокислое железо; только в трех рецептах мы находим микроэлементы, в двух — ЭДТА, в одном — соли натрия и также в одном витамин B_{12} вместе с глицином.

Как известно, физические и физико-химические условия культивирования водорослей, например температура, освещенность, кислотность среды, играют также немаловажную роль в их развитии. Изучение литературных данных показало, что и в этом отношении здесь нет единообразия. Самая высокая температура, которая указывается для лабораторного культивирования десмидиевых водорослей, составляла 24° (данные Korn, 1969 — для *Cosmarium turpinii*), а самая низкая — 17—19° (Waris, 1953). Еще бóльшая пестрота данных наблюдается при сравнении светового режима, необходимого для культивирования десмидиевых водорослей. Согласно одним данным, для них требуется относительно высокая освещенность — около 5000 лк (Starr, 1954, 1960), по другим — очень низкая — 700—800 лк (Waris, 1953). Остальные данные лежат в интервале между указанными выше при продолжительности освещения от 6 до 18 час. в сутки (Lippert, 1967; Tourte, 1967; Kies, 1968; Dubois-Tylski и др., 1970, 1972, 1973; Pickett-Heaps, Fowke, 1970, 1971; Vidyavati, Nizam, 1970, 1972, 1973а, б; Yeh, Gibor, 1970; Ling, Tyler, 1972а, б, и др.). Только в отношении кислотности среды данные большинства авторов сходятся — указывается интервал pH от 6.0 до 7.0.

Отметим также, что большинство рецептов сред, указанных в литературе, имеет довольно узкое применение (для одного или нескольких видов), а многие из них устарели. Так например, в средах Прингсгейма (Pringsheim, 1918) и Чурды (Czurda, 1926) отсутствует кальций, который безусловно необходим для размножения десмидиевых водорослей; в ряде рецептов отсутствуют микроэлементы и хелатизирующие вещества типа ЭДТА (этилен-диамин-тетрауксусная кислота), что в значительной степени ограничивает их применение (Pringsheim, 1918, 1930, 1946, 1950; Czurda, 1926; Léfèvre, 1937, и др.).

Особо следует остановиться на рецепте приготовления и использования среды из садовой почвы («soil-water»), предложенном Старром (Starr, 1954, 1955а, б, 1956, 1959, 1960). Среда готовится путем кипячения в течение нескольких часов дистиллированной воды в пробирке с небольшим количеством садовой почвы. Преимущество этой среды заключается в том, что ее состав более или менее близок к составам сред в естественных местооби-

таниях, и для получения накопительных культур она вполне себя оправдывает; отрицательной же ее стороной является то, что не известен ее точный химический состав и невозможен ее строго количественный учет.

Пересмотрев все имеющиеся у нас рецепты сред для культивирования десмидиевых водорослей, мы решили остановиться на среде Вариса (Waris, 1953), которая, помимо обычных солей, часто указываемых в рецептах для этих водорослей, содержит еще набор микроэлементов и ЭДТА в качестве хелатизирующего вещества. Эта среда рекомендуется Варисом для культивирования представителей основных родов десмидиевых водорослей — *Closterium*, *Euastrum*, *Cosmarium*, *Micrasterias*, *Staurastrum*.

Для того чтобы с уверенностью утверждать, что данная питательная среда и остальные параметры культуры, которые мы предполагали использовать, являются оптимальными для изучаемого вида, недостаточно метода «слепого» подбора нужных концентраций питательных веществ, pH, интенсивности света и температуры, так как надо считаться с взаимодействием всех этих факторов. Учет этого взаимодействия может быть осуществлен на основе применения методов математического планирования эксперимента. Как справедливо указал А. А. Ляпунов (1970 : 53), «даже в современном незавершенном виде теория эксперимента позволяет существенно экономить труд экспериментатора при решении конкретных экспериментальных проблем и одновременно с этим находить такие постановки экспериментов и способы обработки полученных результатов, которые приводят к значительно более богатым и надежным результатам, чем это можно было бы получить, не прибегая к соответствующей теории». Поэтому для решения поставленной задачи мы использовали метод математического планирования эксперимента в том его виде, как он был предложен специально для отыскания оптимальных условий культивирования (Максимов, Федоров, 1969а, б, в, г). При использовании этого метода нет принципиальной разницы между разнородными факторами эксперимента по характеру их влияния на выход процесса; вследствие этого можно одновременно проводить оптимизацию как состава среды, так и физических условий культивирования (например температуры, освещения и т. п.).

В зависимости от задач, которые ставит перед собой исследователь, используются различные методы культивирования микроорганизмов. Основных методов три: 1) интенсивная культура, отличительной особенностью которой является непрерывность процесса культивирования, а непременным условием — постоянное поддержание ее в строго определенной фазе роста; 2) экстенсивная культура, отличающаяся прерывистым характером культивирования (периодический пересев на новую среду); 3) природная культура, характеризующаяся прерывистостью культивирования при сохранении условий, максимально приближенных к условиям естественного местообитания. В нашей практике мы использовали экстенсивную культуру водорослей.

При составлении рецептов сред для культивирования водорослей нужно учитывать эффект влияния совокупности многих факторов на величину урожая. Оптимизация биологического процесса сводится к отысканию условий, при которых «выход процесса» достигает максимального значения. Под термином «выход процесса» подразумевается любая изучаемая его характеристика — биомасса, накопление какого-либо продукта жизнедеятельности, биологическая мобилизация вещества и т. д.

Выбор критерия оптимизации определяется конкретной задачей и выражается различными единицами, например для биомассы оптическая плотность суспензии, число клеток, сухой вес и т. д. В научной биологической практике наиболее распространенным путем для достижения максимума выхода процесса до сих пор является метод Зайделя—Гаусса, который предусматривает многократное варьирование каждого фактора при фиксированном положении второго или остальных. Недостатками этого метода являются: 1) длинный путь к оптимуму; 2) громоздкая система уравнений, представляющая результаты опытов в аналитической форме; 3) принципиальная невозможность выяснения взаимодействия фак-

торов, что является одним из наиболее существенных моментов в отыскании их оптимального соотношения. Наилучший метод оптимизации должен обеспечить возможно более короткий путь к экстремуму и изучение почти стационарной системы. Этим условиям и удовлетворяют методы математического планирования эксперимента.

В последнее время эти методы (метод случайного баланса, факторный эксперимент, метод Бокса—Уилсона) стали использоваться при подборе оптимального состава среды или культивирования микроорганизмов (Богоров и др., 1965; Федоров и др., 1966; Максимов, 1966; Максимов, Федоров, 1966, 1969а, б, в, г; Максимов и др., 1966; Федоров, 1966; Федоров, Максимов, 1969). Основными преимуществами этих методов по сравнению с прежними классическими методами исследования являются одновременное изучение большого числа факторов, действующих в системе, и возможность оценки эффектов межфакторных взаимодействий.

Первым шагом в подборе среды для оптимизируемой культуры является выбор подходящей химической формы биогенных элементов. Решение этой задачи облегчается наличием априорных сведений об изучаемой культуре. В основу оптимизируемого состава среды может быть положен ранее известный для этой культуры состав среды. Следующим этапом является количественная оценка влияния отобранных компонентов на урожай изучаемой культуры. На этом этапе выделяются те компоненты среды, изменение концентраций которых наиболее сильно сказывается на урожае. И, наконец, третьим этапом является процесс собственно оптимизации среды по существенным компонентам, отобранным в ходе отсеивающего эксперимента. Задача на этом этапе сводится к нахождению наиболее существенных компонентов на фоне некоторых постоянных уровней остальных факторов.

Оптимальной для десмидиевых водорослей при нашей постановке задачи следует считать среду, на которой при заданных условиях культивирования достигается максимальный темп деления клеток, оцениваемый по количеству их в 1 мл среды. Имеющийся в литературе рецепт среды Вариса, о котором мы говорили выше, устранил необходимость проведения двух первых этапов оптимизации (качественной и количественной оценки). Исходный состав среды Вариса был следующий (на 1 л среды): KNO_3 — 100 мг, KH_2PO_4 — 27 мг, $CaCl_2$ — 28 мг, $MgSO_4$ — 24 мг, 5 мл ЭДТА+ + $FeSO_4$. Раствор последнего компонента среды готовился так: 1.3 г трилона В (динатриевая соль этилен-диамин-тетрауксусной кислоты) растворяют в 250 мл дистиллированной воды и добавляют 1.25 г $FeSO_4 \cdot 7H_2O$. Микроэлементы добавлялись в виде следующих растворов: 0.01% $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ — 1 мл, 0.01% $CuCl_2 \cdot 2H_2O$ —1 мл, 0.01% $(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$ — 1 мл, 0.1 *M* H_3BO_3 — 1 мл и 0.01 *N* $CoCl_2$ — 2 мл. Для получения pH=6.0 использовался 0.1 *N* KOH. Объектом изучения был *Closterium acerosum* (Schrank) Ehr.

На данном этапе оптимизации было решено концентрацию ЭДТА+ + $FeSO_4$ и микроэлементы оставить без изменения, а соли калия заменить солями натрия (см. ниже). Для планирования эксперимента была взята матрица полного факторного эксперимента для четырех факторов, находящихся на двух выбранных уровнях — верхнем и нижнем (ПФЭ 2^4) — и основном, который является количественно средним арифметическим между двумя первыми. X_1 обозначает азот в виде $NaNO_3$, X_2 — фосфор в виде NaH_2PO_4, X_3 — кальций в виде $CaCl_2$ и X_4 — магний в виде $MgSO_4$ (табл. 2).

Приготовленные таким образом 16 вариантов сред плюс 17-й основной стерилизовали в автоклаве в течение 15 мин. при давлении 1 атм., затем доводили pH до нужного значения (6.0—6.2) с помощью 0.1 *N* KOH и в стерильных условиях засевали определенное количество исходной культуры водорослей во все 17 колбочек, содержащих по 50 мл приготовленной среды так, чтобы в 1 мл среды было около 200—300 клеток.

Повторность опытов была трехкратной. Результаты оценивали по количеству клеток в 1 мл среды. Подсчет проводили через каждые 4—5 дней

ТАБЛИЦА 2

План ПФЭ 2^4 по оптимизации питательной среды для *Closterium acerosum*

u		$X_1(NaNO_3)$	$X_2(NaH_2PO_4)$	$X_3(CaCl_2)$	$X_4(MgSO_4)$
	+	120 мг/л	30 мг/л	30 мг/л	30 мг/л
	—	40	10	10	10
	0	80	20	20	20
1		—	—	—	—
2		+	—	—	—
3		—	+	—	—
4		+	+	—	—
5		—	—	+	—
6		+	—	+	—
7		—	+	+	—
8		+	+	+	—
9		—	—	—	+
10		+	—	—	+
11		—	+	—	+
12		+	+	—	+
13		—	—	+	+
14		+	—	+	+
15		—	+	+	+
16		+	+	+	+
17		0	0	0	0

Примечание. *u* — варианты среды; уровни фактора: + — верхний, — — нижний, 0 — основной.

ТАБЛИЦА 3

Результаты ПФЭ 2^4 по оптимизации питательной среды для *Closterium acerosum* на 50-е сутки (число клеток в 1 мл)

u	y_{ul}			$\bar{y}_u$	*u*	y_{ul}			$\bar{y}_u$
1	330	363	330	341	10	825	561	594	660
2	1024	990	1254	1089	11	297	528	429	418
3	561	396	561	506	12	858	924	726	836
4	1320	891	1518	1243	13	264	594	1056	638
5	660	891	1221	924	14	1485	1188	1122	1265
6	1452	1980	3002	2144	15	363	660	561	528
7	462	726	858	682	16	1155	1485	1145	1261
8	891	3168	1155	1738	17	627	660	1089	792
9	363	330	396	363					

Примечание. y_{ul} — количество клеток для каждой повторности; $\bar{y}_u$ — средние значения для трех повторностей.

в течение 50 суток. Температуру поддерживали в интервале 18—22°. Освещенность — 4000—5000 лк в течение 7 час. в сутки. Все расчеты, необходимые для оценки полученных результатов, производились на 50-е сутки с момента засева культуры (табл. 3).

Действие исследованных факторов (N, P, Ca, Mg) на урожай водорослей можно описать уравнением регрессии, коэффициенты которого b, рассчитанные по результатам опытов с помощью схемы Иейтса (Максимов, Федоров, 1969 г.), приведены в табл. 4. Здесь же указаны дисперсии единичного значения $S^2\{y\}$, дисперсии средних $S^2\{\bar{y}\}$, дисперсии коэффициентов регрессии $S^2\{b_i\}$ и величины $\Delta = t_{0.05}S\{b_i\}$, определяющие доверительный интервал для коэффициентов регрессии при заданном уровне значимости. Все коэффициенты, превышающие Δ по абсолютной величине, можно считать значимо отличными от нуля с вероятностью в 95%. Значимыми

оказались коэффициенты $b_1=365$, $b_3=233$, $b_4=-169$. Проверка значимости коэффициентов регрессии с помощью графического метода (Daniel, 1959) подтвердила значимость эффектов X_1 (N), X_3 (Ca) и X_4 (Mg).

Полученное в результате факторного эксперимента уравнение регрессии

$$y=915+365X_1+233X_3-169X_4$$

связывает уровни факторов (концентраций компонентов в среде) с выходом процесса (количество клеток в 1 мл). Это уравнение позволяет определить без дополнительной постановки эксперимента величины выхода процесса y путем интерполяции. Чтобы убедиться, что полученное уравнение адекватно описывает изучаемый процесс, с его помощью рассчитываются результаты опытов в матрице ПФЭ 2^4 (табл. 2). Для этого в полученное уравнение нужно подставить значения X (+1 или —1) для каждой строки. В результате были найдены следующие значения по порядку, начиная с y_1 и кончая y_{16}: 486, 1216, 486, 1216, 952, 1682, 952, 1682, 148, 872, 148, 872, 614, 1344, 614, 1344. Сравнивая результаты y_u с данными эксперимента (табл. 4, урожай на 50-е сутки), видим, что наше уравнение регрессии воспроизводит результаты с некоторой погрешностью, величина которой определяется дисперсией неадекватности (S^2 ад). Рассчитав последнюю и сравнив ее с дисперсией воспроизводимости результатов $S^2\{y\}$, делают следующий вывод: если дисперсия неадекватности при выбранном уровне значимости не превышает величины $FS^2\{y\}$, где F — критерий Фишера, то можно считать, что найденное уравнение адекватно описывает процесс. У нас S^2 ад=42 918, а $S^2\{\bar{y}\}=56\,799$, критерий Фишера в нашем случае равен 2.3; отсюда получаем —42 918 $<$ 2.3·56 799, следовательно, модель $y=915+365X_1+233X_3-169X_4$ адекватно описывает процесс. Этот вывод подтверждается и тем, что результат опыта 17 оказался близким по величине к b_0. Это дает нам право определить направление градиента функции y непосредственно по величинам коэффициентов регрессии при линейных членах b_i. Для того чтобы двигаться в направлении градиента, необходимо изменять факторы пропорционально полученным для них коэффициентам регрессии с учетом их знака («крутое восхождение» — метод Бокса—Уилсона).

В табл. 5 приведены расчет и результаты опытов по методу «крутого восхождения» для *Closterium acerosum*. Взяв помещенные в таблице основной уровень факторов, единицы варьирования и коэффициенты регрессии b_i из эксперимента ПФЭ 2^4, выбираем далее фактор, для которого произведение $b_i\lambda_i$ оказалось наименьшим по абсолютной величине, и находим

ТАБЛИЦА 4

Расчет коэффициентов регрессии по схеме Иейтса для опытов с *Closterium acerosum* на 50-е сутки

u	$\bar{y}_u$	b_i	Обозначения строк	u	y_u	b_i	Обозначения строк
1	341	914.7	«1»	9	363	—168.6	X_4
2	1089	364.7	X_1	10	660	105.4	X_1X_4
3	506	—13.25	X_2	11	418	27.9	X_2X_4
4	1243	3.2	X_1X_2	12	836	25.1	$X_1X_2X_4$
5	924	232.7	X_3	13	638	—55.9	X_3X_4
6	2144	89.7	X_1X_3	14	1265	—9.1	$X_1X_3X_4$
7	682	—82.0	X_2X_3	15	528	38.9	$X_2X_3X_4$
8	1738	—10.5	$X_1X_2X_3$	16	1261	8.6	$X_1X_2X_3X_4$

$S^2\{y\}=170\,397$ $\quad |b_i|>t\sqrt{S^2\{b_i\}}$
$S^2\{\bar{y}\}=56\,799$ $\quad \Delta=t_{0.05}\,S\,\{b_i\}=2.13\cdot 60=127.8$
$S^2\{b_i\}=3550$
$S\,\{b_i\}=59.6$

Значимы при 5% уровне значимости: $b_1=365$; $b_3=233$; $b_4=-169$.

величины отношения $|b_i \lambda_i|$ остальных факторов к $|b_i \lambda_i|$ для выбранного фактора. Это будет коэффициент пропорциональности K. Выбрав шаг варьирования с наименьшим произведением $|b_i \lambda_i|$, вычисляем шаги для остальных факторов, умножая величину выбранного шага на коэффициенты пропорциональности K, соответствующие этим факторам. Затем изменяем уровни факторов путем одновременного прибавления или вычитания (в зависимости от знака коэффициента регрессии) рассчитанных шагов к исходному (в данном случае основному) уровню. Эта операция повторяется до тех пор, пока наблюдается увеличение выхода процесса.

Как видно из табл. 5, лучшие результаты были получены в вариантах опытов 8 и 9. Однако контроль на среде Вариса показал на 50-е сутки значительно более высокие результаты (около 12 000 кл в 1 мл). Следует отметить, что в ПФЭ 2^4 и «крутом восхождении» были изменены соли, в состав которых входили N и P, так как катион и анион соли могут рассматриваться как два самостоятельных фактора, а действие соли — как эффект их совместного действия. Поэтому нужно выбирать такие соли, у которых действие одного из ионов в физиологическом отношении является доминирующим. Для этого в наших опытах KNO_3 был заменен на $NaNO_3$, а KH_2PO_4 — на NaH_2PO_4; добавлен был KCl в соответствующем количестве, чтобы не нарушать того соотношения элементов, которое было в исходной среде Вариса.

В табл. 6 сопоставлен элементарный состав питательных сред с составом среды Вариса. Легко видеть, что разница между основным уровнем нашего эксперимента и средой Вариса заключается в наличии в первом случае избытка хлористого натрия. В ходе «крутого восхождения», несмотря на возрастание содержания ионов натрия и хлора, наблюдалось увеличение числа клеток, вероятно, за счет повышения концентрации азота и кальция. Поэтому было решено поставить проверочный опыт,

ТАБЛИЦА 5

Расчет и результаты серии опытов по методу «крутого восхождения» для *Closterium acerosum*

	$X_1(NaNO_3)$	$X_2(NaH_2PO_4)$	$X_3(CaCl_2)$	$X_4(MgSO_4)$		
Основной уровень факторов.	80 мг/л	20 мг/л	20 мг/л	20 мг/л		
Единица варьирования λ_i	40 мг/л	10 мг/л	10 мг/л	10 мг/л		
b_i	365	—13	233	—169		
$b_i \lambda_i$	14600	—	2330	|—1690|		
K_i	8.6	—	1.4	—1		
$\lambda_i^* = K_i \lambda_4^*$	20	—	5	—2		
u	Варианты опытов				y_u	y_u
1	100	20	25	18	660	759
2	120	20	30	16	990	1188
3	140	20	35	14	1155	1386
4	160	20	40	12	1254	1786
5	180	20	45	10	1584	2013
6	200	20	50	8	1518	2079
7	220	20	55	6	1485	1749
8	240	20	60	4	2871	2376
9	260	20	65	2	2640	2772
10	280	20	70	0	330	396
11	300	20	75	0	297	429
12	320	20	80	0	297	396
13	340	20	85	0	231	429
14	360	20	90	0	165	363
15	380	20	95	0	0	396

ТАБЛИЦА 6

Сравнение элементарного состава сред (в мг/л) в опытах с *Closterium acerosum*

Варианты сред	N	P	K	Ca	Mg	Cl	S	Na
Среда Вариса	14.0	6.2	46.8	10.0	4.8	17.8	6.4	0
Основной уровень в ПФЭ 2^4	13.2	5.2	47.1	7.2	4.0	55.7	5.3	25.4
Среда № 8 в опытах по схеме «крутого восхождения»	39.6	5.2	47.1	21.6	0.8	81.3	1.1	68.6

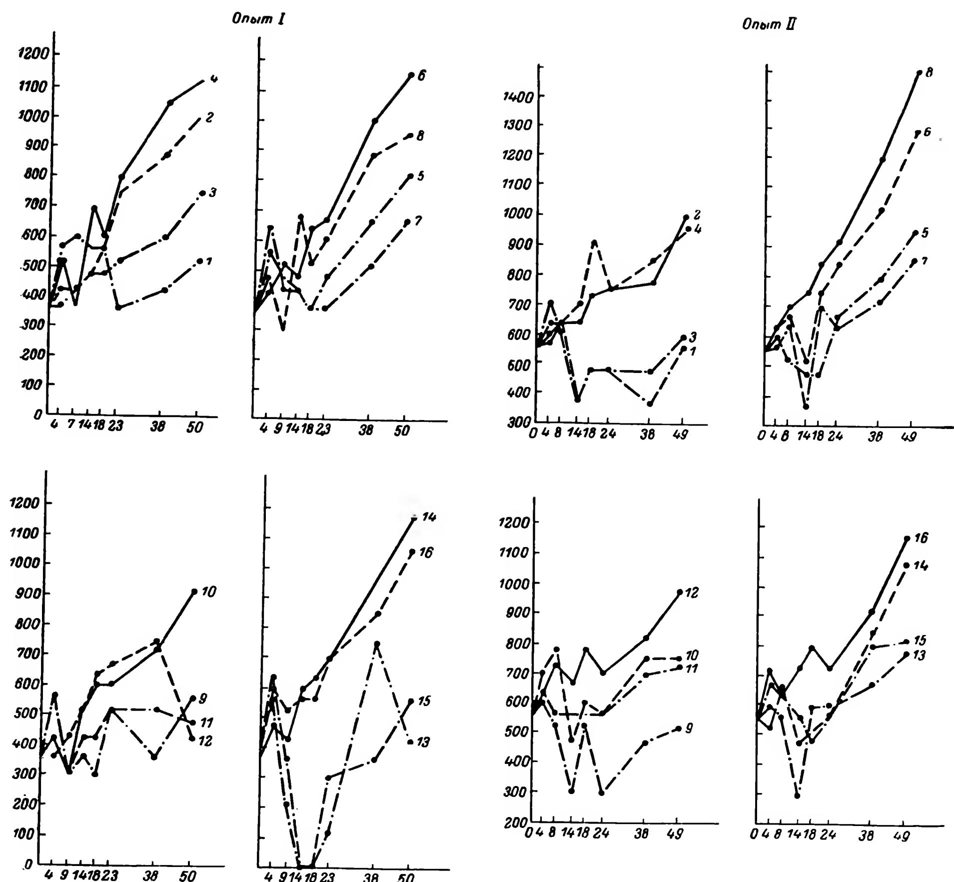
в котором, сохранив концентрации важнейших компонентов (азота, фосфора, кальция и магния) такими же, как в среде № 8 «крутого восхождения», мы полностью удалили из среды хлористый натрий. Состав среды для этого опыта такой: $Ca(NO_3)_2$ — 55 мг/л, KNO_3 — 230 мг/л, KH_2PO_4 — 23 мг/л, $MgSO_4$ — 4 мг/л. Все остальные компоненты были оставлены в том же количестве, что и в исходной среде Вариса. Если верно предположение, что плохой рост клеток был связан с наличием в среде хлористого натрия, то на этой среде результат должен быть лучше, чем на среде Вариса. Результаты, полученные в этих опытах, представлены в табл. 7. Из данных табл. 7 и предыдущих следует, что культура начинает хорошо расти только на 14—18-е сутки и к 50-м находится в логарифмической фазе роста. Проверочная среда дала более высокие результаты, чем среда Вариса.

ТАБЛИЦА 7

Рост *Closterium acerosum* на среде Вариса и на проверочной среде (число клеток в 1 мл)

Время просмотра (в сутках)	Среда Вариса			Проверочная среда		
	повторности					
	I	II	III	I	II	III
5	264	330	297	264	231	198
10	429	297	330	297	396	363
14	363	561	495	429	396	462
25	825	693	693	627	693	693
40	1485	2046	1617	1023	1320	1254
53	2871	2970	2508	1584	1749	1782
104	14190	14850	15180	16500	24420	23760
112	16830	17952	14190	22199	29370	32340
130	24090	19800	17490	35970	39600	52800
140	24453			45408		

Для определения сроков развития, скорости роста культуры клостериума и необходимых интервалов между подсчетами клеток для оценки состояния культуры была проведена дополнительная обработка результатов опыта ПФЭ 2^4. По данным этого опыта были построены кривые роста культуры (см. рисунок) и затем методом наименьших квадратов рассчитаны угловые коэффициенты b прямых, проведенных через последние 4 точки кривых роста. Эти угловые коэффициенты характеризуют скорость роста культуры. Рассматривая скорость роста как критерий оптимизации, рассчитывали соответствующие уравнения регрессии. При этом значимые эффекты дали факторы X_1 — азот, и X_3 — кальций, т. е. те же, что и при расчетах биомассы. Более слабый эффект оказался у фактора X_4 — магния. Кроме того, определена продолжительность задержки роста куль-



Кривые роста *Closterium acerosum.*

По оси абсцисс — сроки подсчета количества клеток (в сутках); *по оси ординат* —количество клеток в 1 мл; *1—16* — варианты опыта.

туры по абсциссе точки пересечения прямой, проведенной через последние 4 точки кривой роста, с горизонтальной прямой, соответствующей начальной численности клеток. Это время можно считать длительностью лаг-фазы t_i. Регрессионный анализ показал, что единственный значимый эффект принадлежит в этом случае фактору X_1. Так как этот эффект отрицательный, то ясно, что увеличение концентрации нитрата натрия уменьшает продолжительность лаг-фазы. Результаты опыта «крутого восхождения», поставленного по результатам ПФЭ 2^4, не противоречат данным, полученным в итоге вышеприведенных расчетов. Увеличение концентрации азота и кальция и снижение концентрации магния в среде привели к возрастанию скорости прироста клеток и к сокращению лаг-фазы. Кривые роста показали, что культура не достигает стационарной фазы за указанное время.

На основании полученных данных мы сочли целесообразным увеличить продолжительность опыта до 200 дней, а измерения числа клеток делать через 20, 40, 60, 80 и 100 суток.

Результаты проверочного опыта дали возможность поставить новый факторный эксперимент, исходя из состава проверочной среды [$Ca(NO_3)_2$ — 55 мг/л, KNO_3 — 230 мг/л, $MgSO_4$ — 4 мг/л, KH_2PO_4 — 23 мг/л] и учитывая результаты предыдущих опытов, показавших существенное влияние азота, кальция и магния на скорость роста *Closterium acerosum.* Были поставлены две серии опытов по плану дробного факторного эксперимента (ДФЭ) 4^{3-1} (Максимов, Федоров, 1969 г.): I серия — 16 вариантов среды с добавлением ЭДТА и микроэлементов и II серия —

16 вариантов среды с ЭДТА, но без микроэлементов. Результаты этих опытов представлены в табл. 8. Уже простое сопоставление результатов опытов показало, что рост клеток на среде с микроэлементами заметно хуже, чем при отсутствии их. Можно предположить, что химические реактивы квалификации ч. д. а., используемые для приготовления сред, содержат некоторое количество микроэлементов, достаточное для роста и размножения клеток *Cl. acerosum.* Следует также отметить, что наилучший рост и развитие клеток наблюдались там, где нитраты были на нижнем уровне, поэтому можно предположить, что вредное действие микроэлементов связано с повышенной концентрацией нитратов в среде.

ТАБЛИЦА 8

План и результаты ДФЭ 4^{3-1} с *Closterium acerosum*

Варианты	X_1 $Ca(NO_3)_2$	X_2 KNO_3	X_3 $MgSO_4$	Рост на среде с добавкой микроэлементов (количество клеток в 1 мл)					Рост на среде без добавки микроэлементов (количество клеток в 1 мл)					Логарифмическая скорость роста (изменение lg *N* за 20 дней)
				Сутки					Сутки					
				20	40	60	80	100	20	40	60	80	100	
1	1	1	1	297	891	1980	4356	4455	792	1089	2607	6039	9108	0.37
2	2	1	4	528	1122	3003	4125	4950	990	1584	5346	10659	14784	0.40
3	3	1	2	264	1155	2046	3399	4323	1254	1749	6171	14157	19206	0.31
4	4	1	3	33	66	924	3597	2244	1221	1650	4719	11550	16203	0.42
5	1	2	3	66	0	0	0	0	825	927	4521	10230	13695	0.51
6	2	2	2	99	198	396	396	429	924	1485	4884	9405	10197	0.41
7	3	2	4	99	99	363	825	660	561	1320	3960	11418	20757	0.43
8	4	2	1	132	33	363	660	1188	1485	2343	5610	4983	11517	0.42
9	1	3	4	33	0	0	0	0	858	1485	3300	4554	5676	0.26
10	2	3	1	0	0	0	0	0	927	1716	4884	5577	8943	0.33
11	3	3	3	0	0	0	0	0	1023	2112	4752	8085	9471	0.45
12	4	3	2	0	0	0	0	0	1122	1056	3993	6105	8448	0.36
13	1	4	2	0	0	0	0	0	1056	1485	4356	6930	14388	0.35
14	2	4	3	0	0	0	0	0	825	1254	4488	5511	8052	0.31
15	3	4	1	33	0	0	0	0	693	891	3729	6930	6699	0.44
16	4	4	4	0	0	0	0	0	726	1221	4191	7755	10098	0.41

Уровни факторов: ЭДТА и микроэлементы по рецепту Вариса, 0 — отсутствие роста

	X_1	X_2	X_3
1	45 мг/л	150 мг/л	1 мг/л
2	55	250	2
3	65	350	4
4	75	450	8

В каждом варианте опытов графически определяли логарифмическую скорость роста *Cl. acerosum.* После этого результаты обрабатывались по методу, предложенному Марголиным (Margolin, 1967). Выбранный план факторного эксперимента представляет собой дробную реплику от полного факторного эксперимента ПФЭ 4^3. Условия смешивания эффектов в этом плане были также определены с использованием методики Марголина. Значимость эффектов определяли с помощью $^1/_2$-нормального графика. Значимыми оказались три эффекта: смешанный эффект взаимодействия факторов X_2 и X_3 с квадратичным эффектом фактора X_2, линейный эффект фактора X_2 и эффект, представляющий собой сумму эффектов третьего порядка. По результатам данного опыта невозможно определить более точно, какие именно эффекты обнаруживаются. Можно лишь констатировать, что два наибольших эффекта связаны с влиянием факторов X_2 и X_3. В связи с этим был реализован опыт по плану ПФЭ 4^2, где уровни факторов X_2 и X_3 были те же, что и в предыдущем опыте, а фактор X_1 фиксировали на уровне, близком к среднему (табл. 9). Анализ кривых роста показывает, что в этом опыте культура не достигала стационарной фазы роста даже на 100-е сутки. Зависимость логарифма численности от вре-

ТАБЛИЦА 9

План и результаты ПФЭ 4^2 с *Closterium acerosum*

Варианты	X_2 KNO_3	X_3 $MgSO_4$	Количество клеток в 1 мм				
			сутки				
			20	40	60	80	100
1	1	1	462	990	1551	5082	14685
2	2	1	363	924	1980	4257	13497
3	3	1	429	693	1848	5214	15609
4	4	1	462	1122	1320	4257	14652
5	1	2	429	891	2112	5181	15873
6	2	2	561	957	1221	3135	9009
7	3	2	363	759	1815	6105	14151
8	4	2	363	924	1683	3597	17358
9	1	3	264	825	1485	4224	12639
10	2	3	330	792	1287	3795	14223
11	3	3	264	759	1650	4389	12474
12	4	3	825	1254	4488	5511	8052
13	1	4	495	891	1452	5346	17490
14	2	4	495	1056	1221	2937	10461
15	3	4	330	957	1749	4686	16302
16	4	4	396	990	1980	4224	11748

Уровни факторов:

	X_2	X_3
1	150 мг/л	1 мг/л
2	250	2
3	350	4
4	450	8

мени во всех опытах была близка к линейной. С помощью регрессионного анализа по методу Марголина (1967) исследовали зависимость логарифмической скорости роста от выбранных уровней факторов. Был обнаружен только один значимый эффект взаимодействия факторов X_2 и X_3. По-видимому, в предыдущем опыте обнаружился тот же эффект, но там он был смешан с квадратичным эффектом фактора X_2 и однозначный выбор был невозможен. Уравнение регрессии, описывающее результаты последней серии опытов, имеет вид y=0.4662—0.54X_2X_3. В зависимости от соотношения KNO_3 и $MgSO_4$ получаются разные результаты: увеличение концентрации нитрата калия влечет за собой снижение потребности в сульфате магния и, наоборот, чем больше содержится в среде $MgSO_4$, тем меньше требуется культуре клостериума нитрата калия.

Полученные данные позволили составить рецепт среды, на которой рост *Closterium acerosum* был наилучшим.

ЛИТЕРАТУРА

Богоров В. Г., В. Н. Максимов, В. Д. Федоров. (1965). Выбор оптимального состава среды для фотосинтезирующих зеленых серобактерий *Chlorobium thiosulfatophilum* при помощи методов математического планирования эксперимента. ДАН СССР, 165. 3. — Ляпунов А. А. (1970). К вопросу об интертеории математики. Вопросы философии, 5. — Максимов В. Н. (1966). Планирование экстремального поиска на примере задачи оптимизации культуральных сред для микроорганизмов. Микробиология, 35, 5. — Максимов В. Н., В. Д. Федоров. (1966). О математическом планировании биологических экспериментов. Изв. АН СССР, сер. биол., 6. — Максимов В. Н., В. Д. Федоров. (1969а). Биологическая интерпретация результатов экспериментов, поставленных по планам первого порядка при решении задач оптимизации. В кн.: Инженерные проблемы микробиологического синтеза. — Максимов В. Н., В. Д. Федоров. (1969б). Планирование эксперимента в биологических исследованиях. В кн.: Информационные материалы по проблеме «Кибернетика». АН СССР, 10. — Максимов В. Н., В. Д. Федоров. (1969в). Математическое планирование биологических экспериментов. В кн.: Математические методы в биологии, 1968. М. — Максимов В. Н., В. Д. Федоров.

(1969г). Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. — Максимов В. Н., В. Д. Федоров, В. Г. Богоров. (1966). Некоторые замечания о применении методов математического планирования эксперимента при описании и оптимизации биологических процессов. ДАН СССР, 167, 3. — Федоров В. Д. (1966). Методы математического планирования — новые пути исследования многофакторных биологических систем. Микробиология, 35, 5. — Федоров В. Д., В. Г. Богоров, В. Н. Максимов. (1966). Стратегия планирования экстремальных биологических экспериментов на примере задачи оптимизации питательных сред для микроорганизмов. ДАН СССР, 170. 3. — Федоров В. Д., В. Н. Максимов. (1969). Выбор оптимального состава среды для синезеленой водоросли *Anacystis nidulans* с помощью методов математического планирования экспериментов. В кн.: Биология синезеленых водорослей, II. — Ben C. van der. (1970). Ecophysiologie de quelques desmidiées: I. Un mode d'utilisation des nitrates. Hydrobiologia, 36, 3—4. — Czurda V. (1926). Die Reinkultur der Conjugaten. Arch. Protistenkunde, 53. — Daniel C. (1959). Use of 1/2-normal plots for interpreting of two level factorial data. Technometrics, 1, 4. — Dubois-Tylski Th. (1972). Le cycle de *Closterium moniliferum* in vitro. Soc. bot. France, Mémoires. — Dubois-Tylski Th. (1973). La conjugation en culture in vitro chez *Closterium rostratum* Ehrbg. Bull. Soc. bot. France, 120, 1—2. — Dubois-Tylski Th., L. Lacoste. (1970). Action de la température et de l'éclairement sur la reproduction sexuée d'un *Closterium* du groupe *moniliferum*. Compt. rend. Acad. Sci., 270, 2. — Kies L. (1968). Über die Zygotenbildung bei *Micrasterias papillifera* Bréb. Flora, 157, 3. — Korn R. W. (1969). Nutrition of *Cosmarium turpinii*. Physiol. plantarum, 22, 6. — Léfèvre M. (1937). Technique des cultures cloniques des desmidiées. Ann. Sci. Natur., X, Bot., 19. — Ling H. U., P. A. Tyler. (1972a). The process and morphology of conjugation in desmids, especially the genus *Pleurotaenium*. Brit. phycol. J., 7. — Ling H. U., P. A. Tyler. (1972б). Zygospore germination in *Pleurotaenium*. Arch. Protistenkunde, 114, 3. — Lippert B. E. (1967). Sexual reproduction in *Closterium moniliferum* and *Closterium ehrenbergii*. J. Phycol., 3. — Margolin B. H. (1967). Systematic methods for analyzing $2^n \times 3^m$ factorial experiments with applications. Technometrics, 9, 2. — Pickett-Heaps J. D., L. Fowke. (1970). Mitosis, cytokinesis and cell elongation in the desmid, *Closterium littorale*. J. Phycol., 6, 2. — Pickett-Heaps J. D., L. C. Fowke. (1971). Conjugation in the desmid *Closterium littorale*. J. Phycol., 7, 1. — Pringsheim E. (1918). Die Reinkultur der Desmidiaceen. Ber. deutsch. Bot. Ges., 36. — Pringsheim E. G. (1930). Die Kultur von *Micrasterias* und *Volvox*. Arch. Protistenkunde, 72. — Pringsheim E. G. (1946). Pure cultures of Algae. Their preparation and maintenance. — Pringsheim E. G. (1950). The cultivation of algae. Endeavour, 9, 35. — Pringsheim E. G. (1954). Culture of Algae. Nature, 173, 4411. — Starr R. C. (1954). Inheritance of mating type and a lethal factor in *Cosmarium botrytis* var. *subtumidum* Wittr. Proceed. Natur. Acad., 40. — Starr R. C. (1955a). Zygospore germination in *Cosmarium botrytis* var. *subtumidum*. Amer. J. Bot., 42, 7. — Starr R. C. (1955б). Isolation of sexual strains of placoderm Desmids. Bull. Torrey bot. Club, 82, 4. — Starr R. C. (1956). Culture collection of algae at Indiana University. Lloydia, 19. 3. — Starr R. C. (1959). Sexual reproduction in certain species of *Cosmarium*. Arch. Protistenkunde, 104. — Starr R. C. (1960). The Culture collection of algae at Indiana university. Amer. J. Bot., 47, 1. — Tourte M. (1967/1968). Etude de la restitution des caractères morphogénétiques après action de l'actinomycine D chez *Micrasterias fimbriata* (Ralfs). Compt. rend. soc. biol., 161, 11. — Vidyavati, J. Nizam. (1970). Conjugation studies in *Euastrum spinulosum* Delp. var. *duplominor* West and West. Phykos, 9, 2. — Vidyavati, J. Nizam. (1972). Morphological variations under varied cultural conditions, with particular reference to *Euastrum spinulosum* Delp. var. *duplo-minor* W. W. Phykos, 11, 1—2. — Vidyavati, J. Nizam. (1973a). Cellular events of conjugation in *Cosmarium auriculatum* Reinsch var. *bogoriense* Bern. Phykos, 12, 1—2. — Vidyavati, J. Nizam. (1973б). Conjugation studies in *Closterium acerosum* Ehren. Phykos, 12, 1—2. — Waris H. (1953). The significance for algae of chelating substances in the nutrient solutiens. Physiol. plantarum, 6, 3. — Yen Pao-Zun, A. Gibor. (1970). Growth patterns and motility of *Spirogyra* sp. and *Closterium acerosum*. J. Phycol., 6, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Московский государственный
университет.

Получено 26 VI 1975.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582 : 582.669.2(575.3)

В. П. Бочанцев

НОВЫЙ ВИД РОДА *GYPSOPHILA* L. ИЗ ТАДЖИКИСТАНА

V. P. BOTSCHANTZEV. NEW SPECIES OF THE GENUS *GYPSOPHILA* L. FROM TADZHIKISTANIA

Gypsophila tadzhikistanica Botsch. sp. nov. — Planta annua. Caulis 2—8 cm altus, dichotome ramosus, pilis squarrosis brevibus sat dense vestitus. Folia ad 3.5 cm longa, 1 cm lata, oblongo-elliptica vel oblongo-obovata, obtusa vel acuminata, in petiolum angustum alatum attenuata, viridia, sparse breviter pilosa. Inflorescentia corymbosa densa. Folia floralia superiora lanceolata, acuta, sparse breviter pilosa. Pedicelli inferiores ad 10 mm longi, pilis squarrosis brevibus sat dense vestiti. Calyx 9.5—11.8 mm longus, anguste cylindricus, viridis, striis longitudinalibus 5 incoloratis paleaceis angustis ornatus, inter strias secus nervum medium lobi cuiusvis squarrose breviter pilosus, dentibus 1.1 mm longis, triangularibus acutis, margine ciliatis. Petala 1.5—2.1 mm lata, supra calycem ad 3.5 mm exserta, rosea, oblongo-spathulata, apice rotundata, rarius obtusata et tunc obtuse denticulata vel non profunde sinuata et rotundato-dentata (dentibus 0.1—0.2 mm longis). Capsula ca 10 mm longa (stipite 2.5—3 mm longo incluso), subcylindrica. Semina 1.2 mm lata, brunnescenti-nigra, complanata, orbicularia, rugoso-areolata.

T y p u s: Tadzhikistania Australis, promontoria ad meridiem a monte Bescharcza (jugum Babatag), in declivibus gypsaceis, 12 V 1975, n° 150, fl. et fr. V. Botschantzev (LE).

A *G. gypsacea* (Vved.) Bondar. indumento breviore, inflorescentia densa, calycibus secus nervum medium lobi cuiusvis pilosis, petalis angustioribus oblongo-spathulatis, apice rotundatis, rarius obtusatis et tunc apice obtuse denticulatis vel non profunde sinuatis bene differt.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 XI 1975.

СООБЩЕНИЯ

УДК 547.814.5 : 582.893 (571.6)

Д. Д. Басаргин

СООТНОШЕНИЯ ФЛАВОНОИДНЫХ СОЕДИНЕНИЙ У ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ БОРЩЕВИКОВ (*HERACLEUM* L.) В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА

D. D. BASARGIN. THE PROPORTIONS OF FLAVONOID COMPOUNDS IN FAR EASTERN SPECIES OF *HERACLEUM* L. DURING THE VEGETATION PERIOD

На основе данных хроматографии на бумаге сравниваются комбинаторные варианты соотношений флавонолов (кверцетин : кемпферол : рутин) у видов *Heracleum* Дальнего Востока в течение вегетационного периода растений. При анализе исследуемых комбинаций соотношений соединений использованы понятия дискретной математики: *R*-сочетания, *R*-перестановки и (*p*, *q*)-графы.

Настоящая статья является продолжением недавно опубликованного сообщения (Басаргин, Горовой, 1975) в котором показано, что сходство морфоструктур четырех видов *Heracleum* L. секции *Heracleum* (*H. dissectum* Ledeb., *H. dulce* Fisch., *H. moellendorffii* Hance, *H. voroschilovii* Gorovoi) дальневосточной части ареала подтверждается сходством химического состава растений. Отсутствие различий видов по качественному химическому составу (гомохемоморфность) свидетельствует о таксономической однородности рассматриваемой группы борщевиков.

Мы поставили перед собой задачу выяснить характер изменчивости соотношений конкретных химических соединений (кверцетин, кемпферол, рутин) у борщевиков в процессе вегетации растений. Важно понять значение этих соотношений для таксономии исследуемой группы борщевиков. Как известно, химическая специфика видов наглядно подтверждается многочисленными фактами установления различий в количественном содержании тех или иных соединений у близких видов одного рода (Федоров, Пименов, 1970).

Варьирование качественного состава и количественного содержания тех или иных соединений в растениях, изменчивость соотношений этих соединений в динамике зависят от сочетания факторов. Сложность действия многофакторности эколого-генетических и других условий существования видов есть тот существенный барьер, из-за которого нельзя подойти к замене поиска действительных источников количественной или качественной химической дифференциации видов только отнесением ее a priori на счет того или иного предполагаемого фактора.

К затрагиваемой проблеме небезынтересно подойти с позиций элементарной комбинаторики при имеющихся исходных эмпирических данных достаточного объема. В систематике для функции распознавания объектов (видов) достаточно определить отношения между отдельно взятыми элементами, размещенными в множествах. Изучение отношений между элементами, структурно входящими в сравниваемые подсистемы, неизбежно приводит к операциям комбинаторного характера. К сказанному близко то понимание, на основе которого в практике исследований, например содержания микроэлементов у растений отдельных систематических групп, определилась ориентация на положение, согласно которому таксономиче-

ское значение химического элементарного состава растений становится еще более наглядным, если сравнивать не абсолютные концентрации элементов, а их отношения друг к другу (Школьник, 1973).

С точки зрения указанного выше методического подхода будет рациональным конкретное изучение у исследуемых видов *Heracleum* Дальнего Востока комбинаторных вариантов соотношений флавонолов (кверцетин : кемпферол : рутин). Результаты хроматографии на бумаге спиртовых экстрактов из надземных органов растений (стебли, листья, цветки, плоды) анализировались нами по образцам, собранным в различные фазы вегетации. Относительное количественное содержание каждого компонента определялось путем визуальной оценки в баллах интенсивности (+, ++, +++) окраски пятен до и после проявления хроматограмм. Соотношения типа + : ++ : +++ записываются в условных единицах (1 : 2 : 3).

В процессе вегетации в надземных органах борщевиков наблюдаются различные соотношения флавонолов (кверцетин : кемпферол : рутин в порядке *a* : *b* : *c*). Наибольшая вариабельность количественного содержания флавонолов в разные фазы развития растений наблюдается в листьях. В постфлоральный период развития растений (при отцветании центрального зонтика) в листьях часто меняется качественный состав флавонолов, а именно исчезает кверцетин. Исчезновение кверцетина фиксировалось неоднократно в прикорневых листьях растений в начале плодоношения; оно обычно наблюдается также в старых листьях растений в фазе созревания плодов. В конце вегетации нами несколько раз отмечалось отсутствие в листьях кемпферола.

Все отношения между соединениями обозначим в баллах целыми числами не в виде 1 : 2 : 3, 1 : 1 : 2, 0 : 1 : 2, а без знака деления, т. е. просто 123, 112, 012 и т. д. Таким образом, эмпирические варианты соотношений компонентов в комбинациях-тройках (*a* : *b* : *c*) представляют собой *R*-сочетания и *R*-перестановки из четырех элементов (0, 1, 2, 3) по три. Во всех комбинациях компоненты указываются строго только в порядке *a* : *b* : *c*, элементы соотношений записываются в последовательности в виде условных показателей фактических баллов данной комбинации (например, 012, 112, 123, 111 и т. д.).

Теоретически возможны 26 комбинаций соотношений компонентов, однако путем перебора и группировки всех обнаруженных комбинаций установлено, что 12 комбинаций запрещено (010, 100, 101, 110, 120, 210, 201, 021, 321, 312, 231, 211). В результате разрешенные и запрещенные комбинации представляют отношение 7 : 6, что близко к 1 : 1. Накладываются определенные ограничения на разрешенные комбинации. Например, для комбинации 121 (листья) характерна наименьшая частота встречаемости. Комбинация 111 характерна для молодых стеблей и незрелых плодов, а комбинации с нулевыми элементами (012, 011, 001, 102) характерны для листьев растений со зрелыми плодами. В листьях обнаруживаются почти все разрешенные комбинации, кроме 111 (т. е. 13 из 14), что свидетельствует о наибольшей динамичности в изменчивости соотношений компонентов в данных органах. Для цветков обычна в основном комбинация 123 с небольшим числом отклонений. Самое существенное значение разрешенных комбинаций состоит в специфике их распределения между видами:

H. dissectum . . .	212	213					111	112	123	012	102		001	000
H. dulce	212		221	121			111	112	123	012		011	001	000
H. moellendorffii	212	213	221	121	122	132	111	112	123	012		011	001	000
H. voroschilovii . .									123	012		011	001	000

По набору комбинаций соотношений компонентов виды явно различаются. Особенно выделяется борщевик рассеченный, у которого иногда обнаруживается комбинация 102. Наименьшая комбинаторная изменчивость борщевика Ворошилова может быть объяснена как специфика стенофора в сходных экологических условиях. Узость экологических флюктуаций, естественно, обусловливает высокую гомогенность фенотипов данного вида.

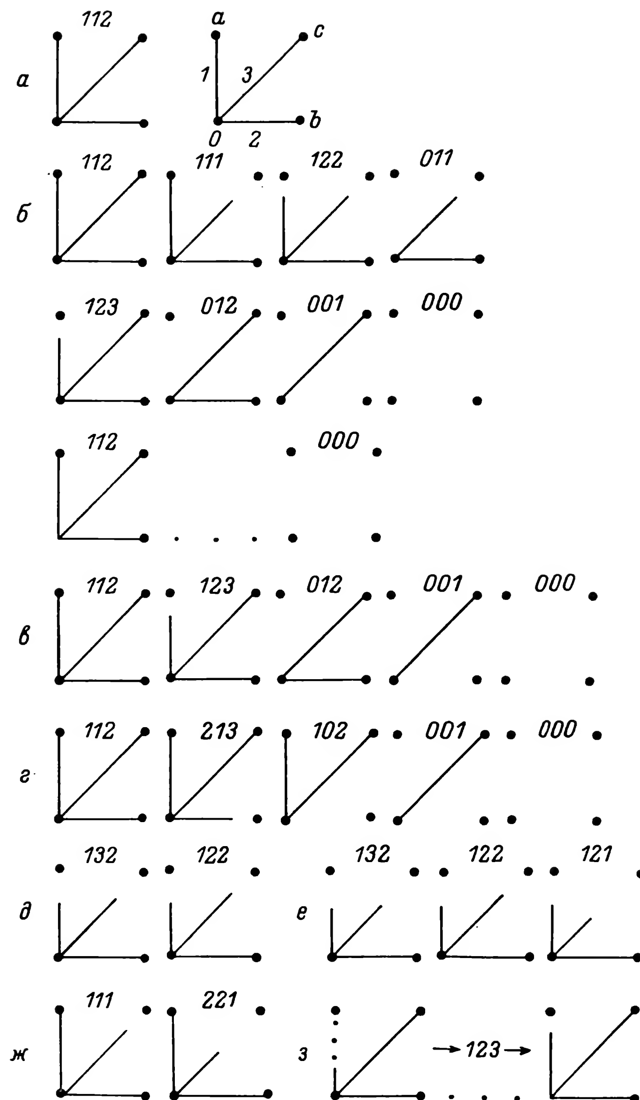
В приведенной выше схеме распределения комбинаций по видам показано, что комбинации с нулевыми элементами находятся за комбинацией 123. Тем самым показано, что нулевые элементы появляются в постфлоральный период. Для всех видов общими являются четыре комбинации: 123, 012, 001, 000. Общие комбинации есть основные, остальные — неосновные. Неосновные комбинации являются производными от четырех комбинаций: от двух основных (123, 012) и от двух комбинаций, имеющих повторения ненулевых элементов (112, 122). Большинством в ряду неосновных комбинаций являются варианты с повторениями ненулевых элементов: 011, 111, 112, 122. Тогда становится понятным, почему получается всего восемь реальных сочетаний: основные (123, 012, 001, 000) и неосновные (112, 111, 122, 011). В основных комбинациях имеются повторения только нулевых, а в неосновных — ненулевых элементов.

Приведенные выше для видов комбинации соотношений флавонолов, формально рассматриваемые в качестве тривиальных дискретных признаков, целесообразно представить более наглядно. Содержательную характеристику комбинаций можно дать с помощью различных подходов. В частности, изучаемые варианты соотношений флавоноловых соединений удобно представить в форме графов. Обычно граф представляется соответствующей диаграммой. Например, граф с p вершинами и q ребрами является $(p,\ q)$-графом. Абстрагируясь, представим условно любую комбинацию как связный ациклический граф с $p=4$ вершинами и $q=3$ ребрами, т. е. как (4, 3)-граф типа дерева. Из теории графов известно, что число графов с $p=4$ вершинами и $q=3$ ребрами равно 3 (Харари, 1973). Для иллюстрации используем один из таких графов (см. рисунок, *а*). Помеченный граф $(o,\ a,\ b,\ c)$, отображающий в порядке $a : b : c$ баллы соединений (кверцетин : кемпферол : рутин), является матричной схемой для всех остальных изображений на рисунке. В отличие от агликонов гликозид рутин обозначается бо́льшим ребром *3* как основной флавоноид. С точки зрения строго математического подхода в приведенной выше схеме имеются только два истинных конечных графа — это (4, 3)-граф-связный неосновной комбинации 112 и (4, 0)-граф-пустой или вполне несвязный основной комбинации 000. Если первый граф принять как начальный, а второй — как заключительный, то из всех 8 исходных комбинаций можно составить ряд 112, 111, . . ., 001, 000 (см. рисунок, *б*). Крайние члены ряда неосновных и основных комбинаций являются теми двумя графами, между которыми заключены все промежуточные или переходные элементы ряда. Комбинация 112 как (4, 3)-граф замечательна тем, что ее можно характеризовать как комбинацию идеального равновесия компонентов в динамике. Все остальные комбинации представляются на нашей схеме онтогенетическими отклонениями.

Если сравнить сокращенные динамические циклы двух видов (*H. dissectum*, *H. moellendorffii*), взяв начальный и заключительный графы 112 . . . 000 с промежуточными членами, то становится очевидной разница в направлениях циклов. Для борщевика Мёллендорфа характерен единственный четкий цикл 112, 123, 012, 001, 000 (см. рисунок, *в*). У борщевика рассеченного наблюдается этот же цикл, но часто проявляется противоположная тенденция, а именно 112, 213, 102, 001, 000 (см. рисунок, *г*). Противоположность циклов обусловлена наличием противоположных доминирующих пар: 123 и 213. Из сравнения циклов следует, что комбинации 123 и 213 являются основными девиациями (4, 3)-графа 112.

Для борщевика Меллендорфа наиболее характерны однотипные комбинации 123, 122 и 121 (см. рисунок, *д*, *е*). У борщевика сладкого часто обнаруживаются однотипные комбинации 111 и 221 (см. рисунок, *ж*).

Среди основных комбинаций самой важной является наиболее стабильная и индифферентная комбинация 123, которая в хемодинамике доминирует. Результаты хроматографирования экстрактов из листьев и цветков показали, что вероятность появления комбинации 123 почти равна $P \approx 0.5$ (в листьях) и $P > 0.5$ (в цветках). По степени выраженности основной ком-



Диаграммы соотношений флавоноидных соединений (кверцетин : кемпферол : рутин в порядке *a* : *b* : *c*) у борщевиков.

а — непомеченный и помеченный (4, 3)-граф комбинации 112; *б* — ряд неосновных и основных комбинаций 112 . . . 000; *в* — сокращенный динамический цикл *H. moellendorffii* Hance; *г* — сокращенный динамический цикл *H. dissectum* Ledeb.; *д* и *е* — однотипные комбинаторные варианты *H. moellendorffii*; *ж* — однотипные комбинаторные варианты *H. dulce* Fisch.; *з* — тенденция комбинации 123.

бинации 123 (см. рисунок, *з*) виды располагаются в ряду последовательности: *H. voroschilovii—H. moellendorffii—H. dissectum—H. dulce*, где первый член ряда отличается наибольшей четкостью данной комбинации, а у последнего члена ряда комбинация 123 графически приближается к 112. Близкие по морфоструктуре виды (*H. dissectum*, *H. moellendorffii*) являются центральными членами приведенного «химического» ряда.

В заключение отметим, что описанный в данной работе подход к анализу комбинаторных вариантов соотношений флавоноидных соединений (кверцетин, кемпферол, рутин) в течение вегетационного периода у рассматриваемых видов *Heracleum* позволяет выявить элементы межвидовой химической дифференциации.

Автор выражает благодарность П. Г. Горовому за ценные советы и критические замечания при выполнении работы.

ЛИТЕРАТУРА

Басаргин Д. Д., П. Г. Горовой. (1975). Флавоноиды дальневосточных видов борщевика *Heracleum* L. Растит. ресурсы, 11, 1. — Федоров А. А., М. Г. Пименов. (1970). Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение. Сообщ. 2. Растит. ресурсы, 6, 1. — Харари Ф. (1973). Теория графов. — Школьник М. Я. (1973). Значение исследований по микроэлементам для некоторых разделов ботаники. Бот. ж., 58, 4.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
Дальневосточного научного центра
АН СССР,
г. Владивосток.

Получено 15 IV 1974.

УДК 578.087.1 : 635.61 .618 : :581.5 : 581.9

Т. Б. Фурса, В. А. Корнейчук

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СТАТИСТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ДЛЯ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ СТОЛОВОГО АРБУЗА

T. B. FURSA, V. A. KORNEJCHUK. THE USE OF STATISTIC METHODS FOR ECOLOGO-GEOGRAPHICAL DIFFERENTIATION OF WATERMELON

Путем статистического анализа проверена правильность выбора критериев, положенных в основу экологической классификации столового арбуза. Выявлены различия между эколого-географическими группами по морфологическим и хозяйственно-важным признакам. Установлены корреляции между некоторыми качественными и количественными признаками, имеющие значение для селекции.

Столовый арбуз *Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf. subsp. *vulgaris* (Schrad.) Fursa, var. *vulgaris* (Фурса, 1972), широко возделываемый во многих странах мира, в отличие от дыни довольно однороден. Он не имеет четко выраженных особенностей формы и окраски плода, листа и других признаков, по которым можно выделить определенные разновидности, поэтому в основу классификации столового арбуза нами был положен принцип его эколого-географической дифференциации (Фурса, 1965). Распределение всего существующего разнообразия форм столового арбуза по 10 эколого-географическим группам оказалось удобным для изучения коллекции Всесоюзного института растениеводства, насчитывающей более 2000 сортообразцов. Однако необходимо выяснить, насколько эти группы соответствуют сложным естественным популяциям столового арбуза, определить особенности, характерные для каждой группы, и установить границы между ними. С этой целью нами была сделана попытка использовать математические методы исследования (Кендэл, 1975). Статистическому анализу были подвергнуты многолетние данные изучения коллекции столового арбуза в условиях Херсонской области (Геническая опытная станция).

Первоначальной задачей настоящей работы было математическое доказательство достоверности критериев, положенных в основу экологической классификации, но в процессе исследования круг затрагиваемых вопросов расширился. Привлечение математических методов позволило выявить определенные закономерности изменчивости, которые найдут применение не только в ботанических исследованиях, но и в практической селекционной работе.

Оценка связи качественных признаков столового арбуза с эколого-географической группой

Для статистического анализа было взято небольшое число морфологических признаков, характеризующих эколого-географическую группу: половой тип растения, форма плода, цвет мякоти, окраска рыльца. Была

поставлена задача провести статистическую оценку сопряженности этих признаков с эколого-географической группой, доказав тем самым, что внешние факторы имеют формирующее значение в развитии названных признаков.

Все разнообразие половых форм столового арбуза укладывается в два типа: моноция (растение имеет мужские и женские цветки) и андромоноция (растение формирует мужские и обоеполые цветки). По форме плода разнообразие невелико. Преобладают сорта с шаровидными плодами, но встречаются арбузы с цилиндрическими, овальными, грушевидными и очень редко со сплюснутыми плодами. Цвет мякоти плода имеет целую гамму оттенков — от бледно-розового до малинового, от бледно-лимонного до оранжевого. Часто встречается мякоть шарлахового и карминного оттенков. Окраска рыльца может быть зеленой, желтой или оранжевой.

Для удобства статистической обработки признаки были сгруппированы следующим образом с присвоением им условных рангов:

I — половой тип: 1 — андромоноция, 2 — моноция, 3 — их сочетание;

II — форма плода: 1 — шаровидная, 2 — удлиненная;

III — окраска мякоти: 1 — розовая или малиновая, 2 — все оттенки желто-красного цвета (шарлаховая, карминная, желтая, оранжевая);

IV — окраска рыльца: 1 — желтая, 2 — зеленая.

Для расчета коэффициента сопряженности Пирсона была составлена табл. 1, в которой приведены проценты образцов арбуза с соответствующими значениями градаций признака, характерными для разных групп, т. е. фактические частоты. Затем были рассчитаны теоретически ожидаемые частоты. Значение теоретически ожидаемой численности находили по правилу пропорционального деления на основе всей совокупности данных. Теоретически ожидаемые частоты соответствуют распределению образцов при заведомом отсутствии сопряженности между признаками. Сопряженность следует считать существующей, если фактическая частота превышает теоретическую (Урбах, 1964).

ТАБЛИЦА 1

Распределение частот встречаемости образцов столового арбуза различных половых типов по эколого-географическим группам (в %)

Группа	Фактическая частота			Теоретическая частота		
	андромоноция	моноция	их сочетание	андромоноция	моноция	их сочетание
Русская	81	5	14	54	36	10
Малоазиатская	76	14	10	54	36	10
Афганская	55	35	10	54	36	10
Индийская	55	33	12	54	36	10
Среднеазиатская	51	42	7	54	36	10
Дальневосточная (СССР)	22	75	3	54	36	10
Американская	13	75	12	54	36	10
Восточноазиатская (Япония, Китай)	8	88	4	54	36	10

Сопряженность полового типа столового арбуза с эколого-географической группой. Рассмотрим связь полового типа арбуза с эколого-географической группой. Нулевая гипотеза состоит в следующем: половой тип арбуза не коррелирует с этой группой.

Если гипотеза о независимости этих двух признаков верна, то частоты встречаемости образцов с разными градациями признака должны быть пропорциональны во всех группах.

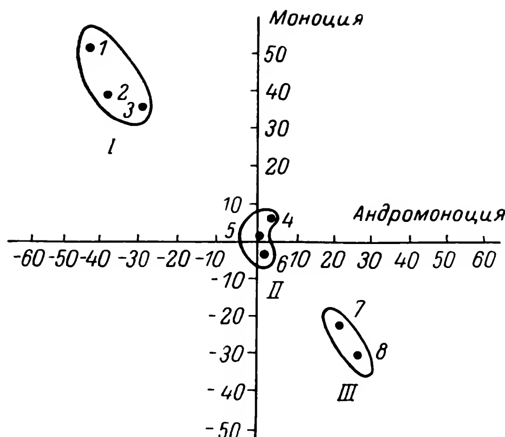


Рис. 1. Распределение эколого-географических групп арбуза (*римские цифры*) в зависимости от частоты встречаемости образцов разных половых типов.

I: *1* — восточноазиатская, *2* — американская, *3* — дальневосточная; *II*: *4* — среднеазиатская, *5* — афганская, *6* — индийская; *III*: *7* — малоазиатская, *8* — русская.

Координатами точек, обозначающих группы, являются разности между фактическими и теоретически ожидаемыми частотами встречаемости образцов разных половых типов.

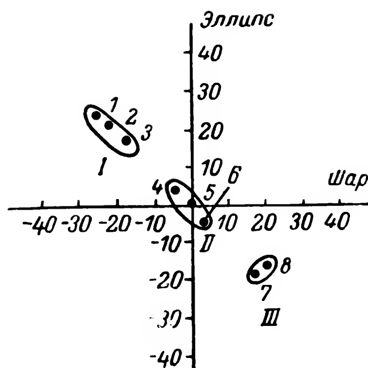


Рис. 2. Распределение эколого-географических групп столового арбуза (*римские цифры*) по частоте встречаемости разных форм плода.

I: *1* — американская, *6* — афганская, *7* — индийская; *II*: *4* — восточноазиатская, *5* — среднеазиатская, *6* — малоазиатская; *III*: *7* — дальневосточная, *8* — русская.

Координатами точек, обозначающих группы, являются разности между фактически и теоретически ожидаемыми частотами встречаемости образцов с разной формой плодов.

Сравнение фактических частот с теоретически ожидаемыми показало, что между ними имеются различия. Оценку достоверности различий проводили при помощи критерия X^2 (хи-квадрат).

Для табл. 1 фактическое значение $X^2=440.6$. Вероятность большего значения χ^2 при 14 степенях свободы оказалась меньше 0.001, следовательно, гипотезу о независимости этих двух качественных признаков следует отбросить и надо считать, что половой тип связан с эколого-географической группой. Величина этой связи (коэффициент Пирсона) равна 0.53.

Из табл. 1 видно, что у русской и малоазиатской эколого-географических групп чаще встречаются обоеполые цветки (андромоноция). В афганской, индийской и среднеазиатской эколого-географических группах в сходных соотношениях встречаются оба типа цветков. У американской, восточноазиатской и дальневосточной групп преобладают пестичные цветки (моноции). Это хорошо иллюстрирует и рис. 1.

На рис. 1 вся изученная по этому признаку коллекция арбуза разбивается на группы в системе двух координат, где по оси абсцисс откладывается разность теоретических и фактических частот встречаемости образцов полового типа андромоноция, а по оси ординат — разность теоретических и фактических частот встречаемости образцов арбуза типа моноция.

Если проанализировать изученную коллекцию арбуза по встречаемости двух половых типов в каждой эколого-географической группе, то вся она окажется разбитой на три больших группы — восточную, азиатскую и русскую. В восточной группе чаще встречается моноция, в русской — андромоноция; азиатская группа занимает промежуточное положение, т. е. в ней в равных соотношениях встречаются оба половых типа.

Четкое обособление групп на рис. 1 дает возможность сделать определенные выводы. Моноция свойственна образцам американской, восточноазиатской и дальневосточной групп, культивируемых в районах с достаточным увлажнением и имеющим мезоморфный характер. Андромоноция характерна для русской и малоазиатской групп, возделываемых в сухих районах и имеющих ксероморфный облик. Центральное положение на графике афганской, индийской и близкой к ним среднеазиатской групп, не однородных по типу пола, свидетельствует об их слабой селекционной отра-

ботанности и подтверждает мнение об их исходном положении (особенно первых двух) в эволюции столового арбуза.

Сопряженность формы плода столового арбуза с эколого-географической группой. Как отмечено выше, преобладающей формой плода у столового арбуза является шаровидная, но встречаются и другие формы. Было важно выяснить, существует ли связь между географическим распределением образцов арбуза и различной формой их плода.

Нулевая гипотеза заключается в том, что такой связи нет; предполагается, что различные формы плода распределены во всех эколого-географических группах равномерно. В таком случае все формы должны быть представлены в одних и тех же пропорциях. Статистическая обработка не подтвердила этого предположения, следовательно, между формой плода и эколого-географической группой имеется сопряженность.

Из табл. 2 видно, что частота встречаемости шаровидной формы выше (фактические частоты достоверно превышают теоретические) у русской, дальневосточной и малоазиатской эколого-географических групп. Удлиненная форма плода характерна для американской, афганской и индийской групп. Обе формы в равных соотношениях встречаются среди восточноазиатской и среднеазиатской эколого-географической групп.

ТАБЛИЦА 2

Распределение частот встречаемости образцов столового арбуза с различной формой плода по эколого-географическим группам (в %)

Группа	Фактическая частота		Теоретическая частота	
	шар	эллипс	шар	эллипс
Русская	94	6	76	24
Малоазиатская	79	21	76	24
Афганская	54	46	76	24
Индийская	59	41	76	24
Среднеазиатская	76	24	76	24
Дальневосточная	94	6	76	24
Американская	52	48	76	24
Восточноазиатская	74	26	76	24

Коэффициент сопряженности формы плода с эколого-географической группой равен 0.45. Он является сравнительно невысоким, но дает возможность говорить об эколого-географической приуроченности этого признака. Определенную форму плода имеют сорта тех групп, в которых ведется соответствующая селекция по этому признаку.

Так, для русских образцов характерны шаровидные плоды, среди американских встречаются длинноплодные формы. Графическое распределение различных групп по форме плода показывает, что изученная нами коллекция арбуза разбивается на 3 группы (рис. 2), так же как по половому типу. При сравнении рис. 1 и 2 оказывается, что представленные на них группы неидентичны. Это можно объяснить тем, что половые типы арбуза сформировались главным образом в результате естественного отбора. Рис. 1 отражает естественное географическое распределение образцов арбуза по этому признаку; форма же плода в основном является результатом искусственного отбора.

Установлено, что пестичные цветки чаще всего дают начало удлиненным плодам, а обоеполые — шаровидным. Важно установить тесноту этой связи. Коэффициент сопряженности Пирсона этих двух качественных признаков равен 0.44. Это указывает на наличие существенной, хотя и не очень тесной связи. Шаровидная форма плода чаще связана с обоеполыми цветками, эллиптическая — с пестичными. При сочетании половых типов

встречаются разные формы плодов. В некоторых группах связь между этими признаками оказалась более тесной. Так, для русской и малоазиатской групп характерны обоеполые цветки и шаровидная форма плода. Следует отметить, что русская и малоазиатская группы оказались близкими по всем изученным морфологическим признакам. Это подтверждает предположение, что в формировании русской группы большую роль играли формы арбуза из Малой Азии, попадавшие в южнорусские степи через греческие колонии на Черном море.

Многообразие оттенков окраски мякоти плода было сведено к двум типам: 1) розовая или малиновая, 2) все оттенки желто-красного цвета.

Рассчитав частоту встречаемости этих типов у различных групп, мы установили, что азиатские формы имеют желто-красные оттенки мякоти (причем к востоку желтый цвет усиливается), европейские — розовые и малиновые, американские — красные.

В процессе изучения коллекции арбуза было установлено, что рыльце женского и обоеполого цветков имеет зеленую или желтую окраску, при этом желтый оттенок рыльца чаще встречается у азиатских форм и коррелирует с желто-красной мякотью. Мы предположили, что по окраске рыльца можно в какой-то мере судить об окраске мякоти данного сорта, а это очень важно в селекционной работе. Коэффициент корреляции между этими признаками равен 0.24. Эта связь довольно слабая, но достоверная и пренебрегать ею нельзя.

Таким образом, оценка сопряженности изученных морфологических признаков с географическим распределением образцов арбуза позволила выявить определенные закономерности в распределении этих признаков и разбить изученную коллекцию на ряд групп.

Корреляционная связь между количественными признаками арбуза

Наряду с качественными признаками математическому анализу подвергались также количественные признаки арбуза: длина периодов всходы—цветение и всходы—созревание, средний вес плода, содержание сахара в плоде. Первый признак характеризует скороспелость образца, вес плода является важным элементом продуктивности, содержание сахара в плоде определяет качество сорта.

Статистические характеристики этих признаков по эколого-географическим группам представлены в табл. 3. Группы приведены в порядке убывания длины вегетационного периода. Из табл. 3 видно, что и средний

ТАБЛИЦА 3

Средние значения количественных признаков разных эколого-географических групп столового арбуза

Эколого-географическая группа	Продолжительность периодов (в днях)			Средний вес плода, в кг	Содержание сахара, в %	Процент высокосахаристых форм
	всходы—цветение	цветение—созревание *	всходы—созревание			
Афганская	50.0±0.7	38	88±1.0	4.9±0.2	8.4±0.12	11
Индийская	50.0±1.2	36	87±1.7	4.7±0.5	8.0±0.3	10
Среднеазиатская	47.0±0.7	39	87±0.7	4.5±0.1	8.9±0.09	33
Американская	46.0±0.7	41	86±0.7	4.2±0.14	9.4±0.8	42
Русская	46.0±0.3	40	86±0.4	3.5±0.06	—	33
Восточноазиатская	45.0±0.6	38	83±0.7	3.6±0.06	9.0±0.11	34
Западноевропейская	44.0±0.7	40	84±0.9	3.6±0.2	9.4±0.12	47
Закавказская	44.0±0.9	38	82±1.1	4.4±0.2	8.9±0.12	27
Малоазиатская	42.0±0.5	37	79±0.6	4.1±0.1	8.4±0.09	14
Дальневосточная	34.0±0.7	33	66±0.8	1.9±0.13	8.5±0.13	13

* Длительность данного периода определена как разность периодов всходы—созревание и всходы—цветение.

вес плода убывает в таком же направлении, хотя имеются и исключения, но изменение содержания сахара в плоде не подчиняется этой закономерности. Хорошо заметна тенденция к повышению сахаристости у среднеспелых групп сортов и снижение ее как у позднеспелых, так и у скороспелых. Сопоставление содержания сахара в плоде с продолжительностью разных периодов развития показывает, что определяющим является второй период. Больший процент высокосахаристых форм имеют группы с более продолжительным периодом от цветения до созревания плодов. Иначе говоря, более сахаристыми являются те сорта, у которых плод формируется медленнее. Эту особенность сортов важно использовать в селекционной работе.

Чтобы оценить степень варьирования каждой эколого-географической группы по всем рассматриваемым количественным признакам, были рассчитаны коэффициенты вариации (табл. 4). Как видно из таблицы, у всех групп самым изменчивым является средний вес плода. Наибольшая изменчивость этого признака наблюдается в восточноазиатской и индийской группах. Наиболее крупноплодными являются афганские, среднеазиатские, индийские сорта. Самые мелкие плоды имеют дальневосточные арбузы. Более стабильными признаками в пределах группы являются продолжительность периода вегетации и содержание сахара в плоде. Коэффициент вариации этих признаков соответственно равен 13 и 17%. Скороспелость не имеет четкой географической приуроченности. Но можно все же говорить о позднеспелости афганских арбузов и скороспелости дальневосточных (табл. 3).

Различия между группами выступают более заметно на гистограммах, показывающих распределение образцов в группе по градациям признака (рис. 3). На рис. 3 приведено фактическое число изученных образцов.

Так, период от всходов до цветения в среднем для культуры составляет 40—60 дней, но у большинства сортов индийской (*VIII*) и афганской (*VII*) групп продолжительность его равна 50—55 дням, у дальневосточной (*X*) — до 40 дней, а у остальных групп — 40—45 дней. Несколько особняком стоят среднеазиатские арбузы (*III*). Гистограмма указывает на очень большую неоднородность этой группы по данному признаку, что выражается в равномерном распределении образцов по его градациям.

Различия между группами четко выступают и по другим признакам, приведенным на гистограмме. Очень важным показателем является коэффициент корреляции между двумя основными периодами развития: всходы — цветение и всходы—созревание. Этот коэффициент характеризует тесноту их связи, а следовательно, возможность определения скороспелости сорта по времени начала цветения. Для культуры в целом он равен 0.6, что указывает на существование между этими периодами довольно тесной связи.

Если рассматривать коэффициент корреляции между этими периодами по группам раздельно (табл. 5), то обнаруживаются заметные различия.

ТАБЛИЦА 4

Коэффициент вариации v количественных признаков у разных эколого-географических групп столового арбуза

Группа	Период всходы—цветение	Период всходы—созревание	Средний вес плода	Содержание сахара
Афганская	13	10	36	13
Индийская	13	11	50	17
Среднеазиатская	17	10	35	14
Американская	19	13	43	12
Русская	15	11	36	15
Восточноазиатская	15	9	49	13
Западноевропейская	15	10	43	11
Закавказская	18	12	38	12
Малоазиатская	14	10	36	13
Дальневосточная	16	9	38	12

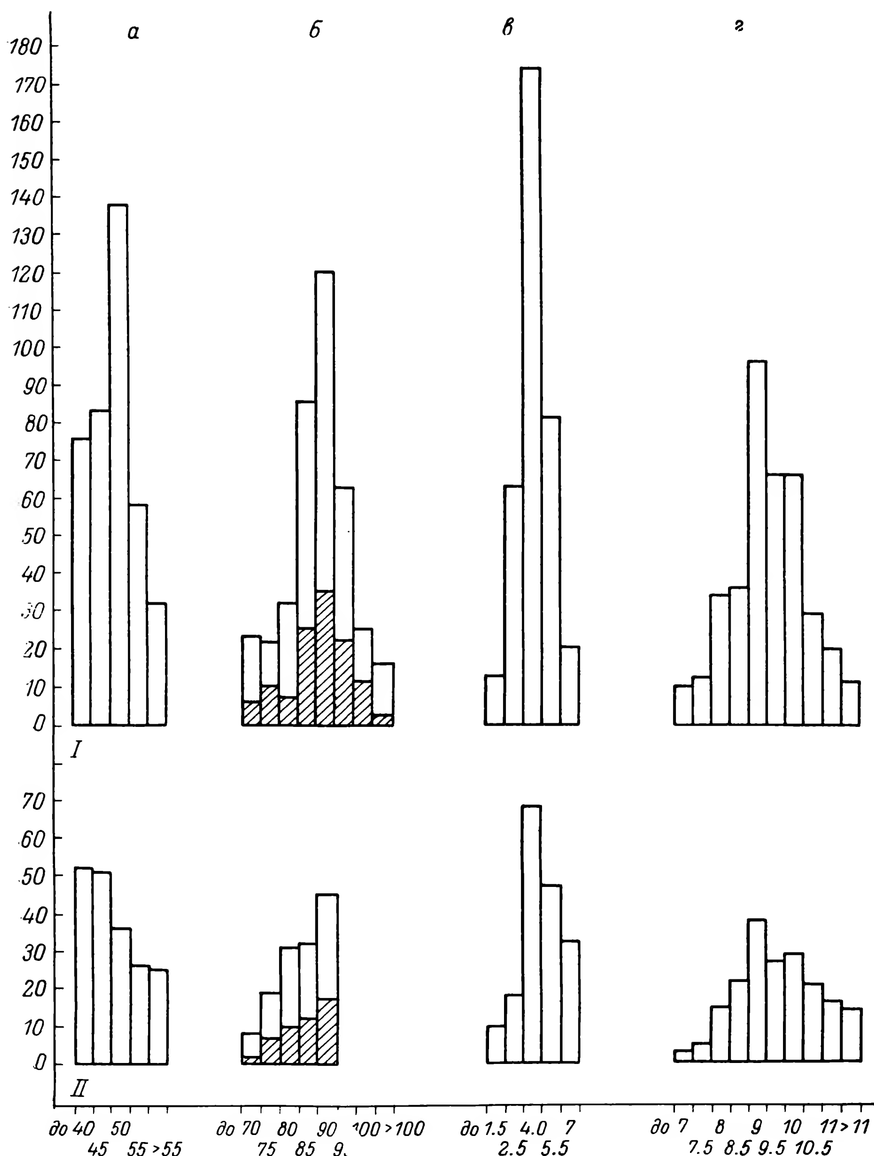


Рис. 3. Средние характеристики количественных признаков разных эколого-географических групп столового арбуза.

I — русская, *II* — американская, *III* — среднеазиатская, *IV* — малоазиатская, *V* — закавказская, *VI* — западноевропейская, *VII* — афганская, *VIII* — индийская, *IX* — восточноазиатская, *X* — дальневосточная.

По оси ординат — число образцов, заштрихованы образцы с высоким содержанием сахара; *по оси абсцисс*: *а* — число дней от появления всходов до цветения; *б* — число дней от появления всходов до созревания; *в* — средний вес плода (в кг); *г* — содержание сахара в плоде (в %).

Наибольшие коэффициенты корреляции отмечены у закавказской, восточноазиатской, дальневосточной и американской эколого-географических групп (r=0.73—0.78). Несколько менее тесная связь отмечена у сортов русской и среднеазиатской групп (r=0.68) и средняя (r=0.42—0.57) — у остальных групп. Выявляется интересная закономерность. Все образцы с высоким коэффициентом корреляции по указанным признакам относятся к мезофильному типу и возделываются в районах достаточного увлажнения (годовая сумма осадков — 600—1000 мм). При обеспеченности растений арбуза на протяжении развития влагой происходит естественное завершение их вегетации. Вторая половина вегетационного периода не сокращается вследствие иссушения почвы, поэтому и наблюдается тесная корреляция между длительностью первого периода вегетации и всего периода

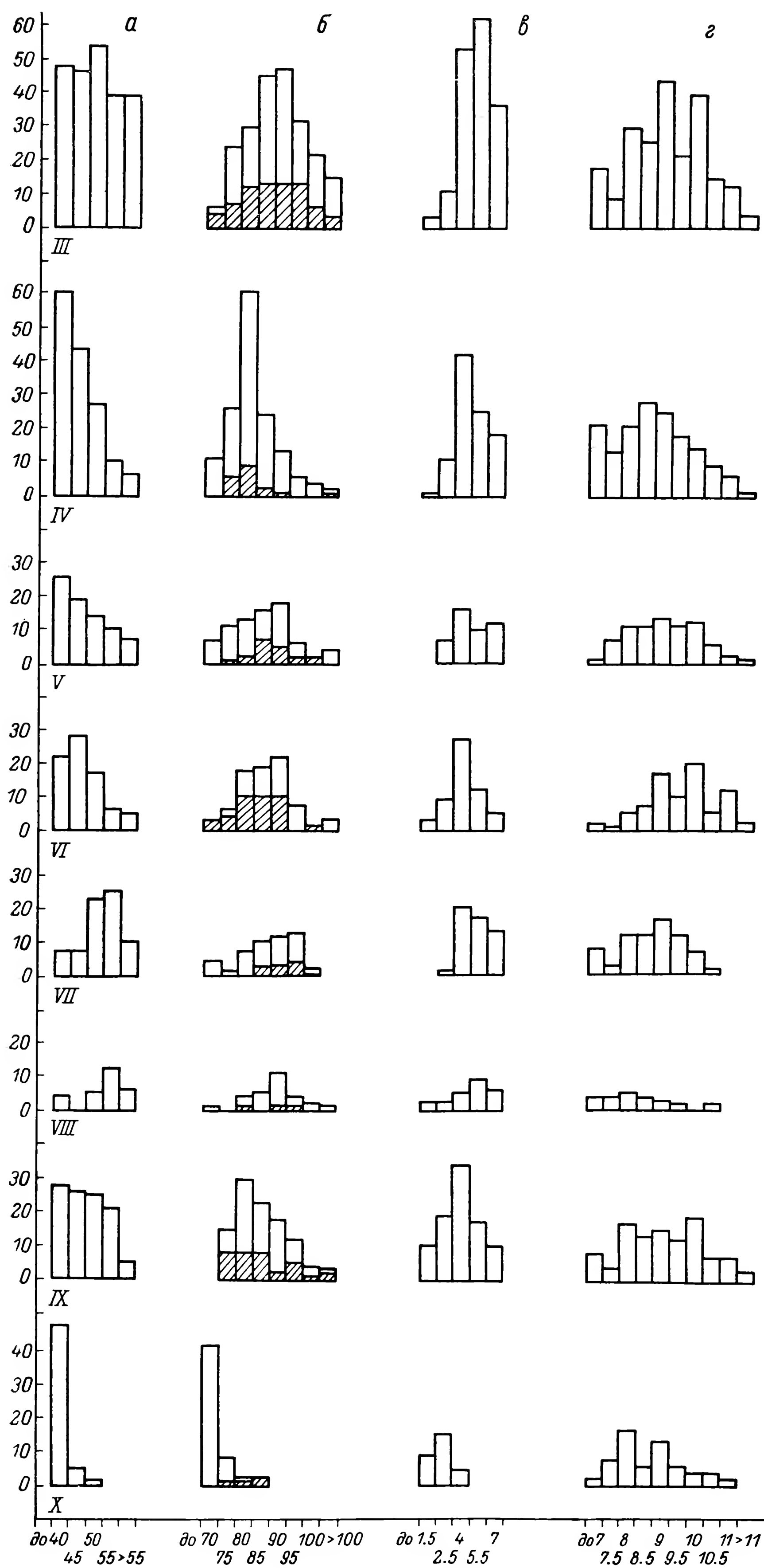


Рис. 3 (*продолжение*)

развития. В засушливых условиях эта связь ослабевает, так как происходит сокращение периода цветение—созревание, что приводит к значительному нивелированию различий между сортами по скороспелости.

ТАБЛИЦА 5

Коэффициент корреляции r между некоторыми признаками в различных эколого-географических группах столового арбуза

Группа	Между периодами всходы—цветение и всходы—созревание	Между периодами всходы—созревание и средним весом плода	Между средним весом плода и содержанием сахара
Афганская	0.57±0.09	0.16±0.14	—0.09±0.12
Индийская	0.48±0.15	0.20±0.20	0.20±0.18
Среднеазиатская	0.68±0.03	0.36±0.07	—0.01±0.06
Американская	0.73±0.03	0.06±0.08	—0.01±0.07
Русская	0.68±0.04	0.09±0.07	0.01±0.07
Восточноазиатская	0.76±0.04	0.08±0.1	—0.17±0.09
Западноевропейская	0.42±0.09	—0.20±0.11	—0.02±0.13
Закавказская	0.78±0.04	0.25±0.11	—0.21±0.14
Малоазиатская	0.56±0.06	—0.25±0.09	0.02±0.08
Дальневосточная	0.74±0.06	0.39±0.11	0.20±0.18

Из табл. 5 видно, что корреляция между продолжительностью периода вегетации и весом плода очень слабая (r=0.06—0.39), что свидетельствует о независимости этих признаков. Содержание сахара в плоде колеблется от 6 до 12% (данные определений с помощью рефрактометра). Различия эколого-географических групп по этому признаку видны на рис. 3 и табл. 3, где представлен процент высокосахаристых форм в каждой группе. Образцы с высоким содержанием сахара в плодах (более 9.5%) встречаются чаще всего среди западноевропейских и американских арбузов. Довольно высок процент таких форм среди русских, среднеазиатских и восточноазиатских сортов. Самая низкая сахаристость отмечена в индийской и афганской группах, образцы которых меньше подвергались селекции. Они, по-видимому, являются исходными для всего разнообразия форм столового арбуза.

В каждой группе можно проследить приуроченность сахаристых форм к определенным географическим районам. Так, в русской группе они встречаются чаще всего в Нижнем Поволжье, на Северном Кавказе, несколько реже на Украине. Из арбузов Средней Азии самыми сахаристыми являются туркменские и таджикские. В Западной Европе самые сладкие арбузы возделываются в Болгарии, Югославии и Венгрии. В американской группе выделяются сорта Южных и Западных штатов США. Высокосахаристые формы восточноазиатской группы являются почти исключительно японскими.

Как видно из табл. 3, прямая корреляция между длиной периода вегетации и содержанием сахара в плоде практически отсутствует. Между этими признаками, по-видимому, существует нелинейная связь, о чем свидетельствует максимум высокосахаристых форм у среднеспелых сортов (табл. 3, рис. 3). Эта закономерность четко прослеживается во всех эколого-географических группах, хотя каждая из них проявляет свою специфику. Так, у наиболее сахаристых сортов русских арбузов (*I*) период от появления всходов до созревания продолжается 85—95 дней, у американских (*II*) и западноевропейских (*VI*) — 80—90 дней. У восточноазиатских образцов (*IX*) высокая сахаристость сдвинута в сторону среднеранних форм, у которых период от появления всходов до созревания длится 75—85 дней. В среднеазиатской группе такие формы распределяются более равномерно, но у позднеспелых сортов сахаристость тоже уменьшается. Установленная закономерность имеет важное значение в селекции

арбуза. Она позволяет в значительной степени исключить элемент случайности при отборе высокосахаристых форм и сортов-улучшателей, используемых при скрещиваниях.

Заключение

С помощью статистического анализа нами проверена правильность критериев, положенных в основу эколого-географической классификации столового арбуза. В результате этого анализа все разнообразие изученных образцов было разделено на 3 крупные группы, приуроченные к различным географическим районам, восточную, азиатскую и русскую. Каждая из этих групп имеет только ей свойственные общие признаки: половой тип растений, форма плода, окраска его мякоти. Различия между ними проявляются очень четко. В каждой из этих групп выявляются более мелкие эколого-географические группы, выделенные нами ранее (Фурса, 1965). Различия между ними по качественным морфологическим признакам не так отчетливы и проявляются преимущественно в количественных показателях и физиологических особенностях.

Построение гистограммы по градациям количественных признаков дало наглядное представление об изменчивости образцов изученной нами коллекции столового арбуза и позволило выявить различия между эколого-географическими группами по таким хозяйственно-важным признакам, как скороспелость и содержание сахара в плоде.

С помощью корреляционного анализа морфологических признаков была установлена сопряженность между половым типом растений и их географическим распространением, между окраской рыльца и мякоти плода.

Особенно интересные результаты получены при корреляционном анализе количественных признаков арбуза. В ряде случаев установлена прямая корреляция между периодами всходы—цветение и всходы—созревание. Отсутствие прямой зависимости между длиной периода вегетации и содержанием сахара в плоде заставило нас предположить наличие нелинейной связи между этими признаками, что и подтвердилось. Наиболее сахаристыми оказались среднеспелые сорта арбуза и среди них образцы с более продолжительным периодом формирования плода.

Закономерности, выявленные с помощью статистического анализа, найдут применение в ботанических исследованиях и селекционной работе с арбузом.

Применение математических методов при изучении коллекции культурных растений позволяет выявить важные закономерности, которые могут остаться не замеченными при непосредственном наблюдении, и поэтому необходимо более широко использовать статистический анализ.

ЛИТЕРАТУРА

Кендэл М. (1975). Ранговые корреляции. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — Фурса Т. Б. (1965). Экотипы арбузов. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 37, 2. — Фурса Т. Б. (1972). К систематике рода *Citrullus* Schrad. Бот. ж., 57, 1.

Всесоюзный институт растениеводства
Ленинград.

Получено 15 IV 1975.

УДК 581.4+58.1] 58.1.16 : 582.475

Е. Г. Минина, Н. А. Ларионова

СТРОЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АНОМАЛЬНЫХ ЖЕНСКИХ ШИШЕК *PINUS SIBIRICA* DU TOUR

E. G. MININA, N. A. LARIONOVA. STRUCTURE AND PHYSIOLOGICAL PECULIARITIES OF ABNORMAL FEMALE CONES IN *PINUS SIBIRICA* DU TOUR

> В самом деле, анализ многих терат показывает, что они весьма разнообразны, но это разнообразие не является бесконечным.
>
> (Ал. А. Федоров. Комаровские чтения, 1958, с. 21)

Все разнообразие трансформаций в строении женской шишки *Pinus* подразделяется на следующие типы: реверсия пола репродуктивных органов, преобразование репродуктивных органов в вегетативные и вегетативных органов в репродуктивные, ранняя активация роста структур женской шишки.

На основе результатов хроматографического анализа вытяжек из макростробилов и формирующихся шишек с трансформациями последнего типа у *Pinus sibirica* высказывается предположение, что все морфологические аномалии представляют собой проявление способности органа к многовариантности развития, обусловленной активностью и взаимодействием природных регуляторов роста.

Изучению различных аномалий в строении генеративных и вегетативных органов растений посвящено множество работ. Все материалы, приведенные в различных статьях и сводках, свидетельствуют об интересе ученых преимущественно к тератам покрытосеменных. Данных, относящихся к тератологии у голосеменных, значительно меньше. Описания встречающихся в природе отклонений обычно не сопровождаются физиологическими исследованиями. Какие изменения происходят при этом в функциях или метаболизме растений, пока не известно. А между тем физиологическая характеристика терат могла бы быть полезной для выяснения некоторых вопросов филогенеза, формо- и видообразования, решению которых способствует описательная тератология.

Особенно большой интерес представляет применимость к тератологическим явлениям закона гомологических рядов Н. И. Вавилова, дающего возможность предвидеть направление формообразовательных процессов у близкородственных таксонов (Федоров, 1958, 1968).

При решении этих вопросов важно учитывать концепцию Д. А. Сабинина (1963) о многовариантности развития растений. Она подтверждается данными о многообразии уровней регуляции развития, рассмотренными с позиции современной физиологии растений (Аксенова и др., 1973).

В настоящей работе мы изложим материал, иллюстрирующий характер отклонений в строении генеративных органов у хвойных, и приведем результаты физиологического изучения одного из вариантов аномального развития шишек у кедра сибирского.

Морфологическая организация женской шишки, служившей в XIX веке предметом дискуссии по поводу отнесения ее к соцветиям или цветкам, и в настоящее время не вполне выяснена. Хотя дискуссия давно закончена и термин «цветок» теперь не применяют к шишке (Arber, Parker, 1907, цит. по: Первухина, 1957, 1970), все же в строении последней многое остается неясным.

Интересы современных морфологов, по свидетельству К. И. Мейера (1958), направлены на изучение взаимоотношений и морфологической природы так называемого «комплекса чешуи», состоящего из чешуй кроющей, семенной и мегаспорангия. Согласно определению, данному Мейером, «женская шишка хвойных представляет собой сложную спороносную систему. В ней на общей главной оси (ось шишки) тесной спиралью располагаются кроющие листья (кроющие чешуи), а в пазухах их помещаются спороносные побеги, весьма сильно редуцированные и измененные» (Мейер, 1958 :

145). В женской шишке, следовательно, есть элементы как листового, так и стеблевого происхождения.

Сложность и своеобразие организации женской шишки обнаруживаются в тератологических изменениях, неоднократно описанных в литературе. Так же, как и в цветке покрытосеменных, в шишке хвойных возникают различные варианты морфологических трансформаций. По мнению некоторых авторов, последние у *Pinaceae* встречаются довольно редко (Scott, 1942). Однако уже в работах прошлого века фигурируют данные такого рода, привлекшие к себе внимание эмбриолога голосеменных — Чемберлена. В его монографиях приводятся интересные данные об аномалиях генеративных органов у многих представителей хвойных — сосны, ели, пихты, псевдотсуги, секвои и др. (Coulter, Chamberlain, 1910; Chamberlain, 1935). Они выражаются в возникновении гермафродитных образований, сочетающих признаки двух полов. Такие аномалии, как следует из описаний, возникают обычно на базе шишки мужского пола.

Образование обоеполых шишек у различных особей родственных групп (рода, семейства) происходит неодинаково. На это обстоятельство указывал в свое время Гебель (Goebel, 1932). По его мнению, гермафродитизм — это нередкое явление у хвойных. Из сотни экземпляров (например, сосны) всегда находится по крайней мере один, у которого можно наблюдать картину переходов от мужских спорофиллов к женским в акропетальной последовательности. Гебель указывает, что данные Реннера, обнаружившего подобную же последовательность распределения микро- и макроспорофиллов в обоеполой шишке можжевельника, соответствуют его данным.

На основании этих фактов Гебель (1932) отметил, что распределение элементов разного пола в обоеполом стробиле сосны и в обоеполом цветке покрытосеменного растения аналогично — андроцей всегда предшествует гинецею. Из этого можно сделать вывод, что изменение половых структур в ряду структур обоеполой шишки у сосны подчиняется определенной закономерности. Смещение пола ограничивается известными рамками. Приуроченные к проксимальной части шишки первичные мужские половые признаки по направлению к верхушке оси претерпевают постепенное превращение в женские. В литературе не встречается никаких указаний об отклонениях от этой закономерности смещения пола при формировании обоеполой шишки у сосны. Наоборот, работы более позднего времени полностью подтверждают установленную закономерность (Righter, 1932; Barret, 1956; Black, 1961; Козубов, 1961; Mergen, 1963; Козубов и др., 1967).

Иное можно сказать о трансформациях половых признаков у других хвойных пород. Описания обоеполых шишек у пихты, ели, лиственницы свидетельствуют, что наряду с последовательным смещением пола от мужского к женскому (Santamour, 1959; Momose, 1961; Schooley, 1967) имеются факты, показывающие отсутствие подобной закономерности (Coulter, Chamberlain, 1910; Scott, 1942). В результате изучения обоеполых шишек у пихты Чемберлен отметил факты беспорядочной локализации структур разного пола. В ряде случаев их распределение не имеет определенной последовательности, иногда они «перемешаны» друг с другом. Подобные же картины обнаружены при изучении лиственницы. Так, у лиственницы Чекановского, кроме возникновения в мужском стробиле женских структур (Круклис, 1964), по устному сообщению этого автора, наблюдается иногда и обратное явление, когда в женских шишках появляются мужские структуры.

Интересно, что размеры обоеполых шишек значительно меньше, чем нормальных. Общее число чешуй в них сокращается (среднее 43 вместо 132), и резко ограничивается число чешуй с нормально развитыми семенами (11 вместо 94) (Schooley, 1967).

Из литературных данных видно, как велик размах возможных изменений в морфологии и физиологии хвойных. Изменения не ограничиваются структурами «цветка», они охватывают и другие органы. Преобразования структур «цветка» одного пола, возникновение признаков другого

пола происходят в пределах одного морфогенетического ряда, одной системы органов — органов генеративных. В рассматриваемых случаях мы встречаемся с примерами изменений в процессах сексуализации, приводящих к реверсии пола; подобные случаи можно определить как тип половых трансформаций.

Наряду с половыми имеются и другие типы трансформаций в строении женской шишки хвойных. Наиболее интересными из них оказываются такие, которые раскрывают взаимоотношения между генеративными и вегетативными частями растения, между структурами «цветка» и структурами побега. Примером такого превращения может служить пролификация (израстание). Это явление получило некоторое разъяснение со стороны морфологической его сущности (Коновалов, 1948; Мейер, 1958). В отдельных случаях оно вызывалось экспериментально при помощи вариаций фотопериода (Chouard, 1951).

Пролификация довольно часто возникает у женских шишек лиственницы, ели и очень редко у сосны. Она выражается в том, что после цветения верхушечная часть шишки продолжает расти, образуя нормальный охвоенный побег. Морфологический анализ таких образований в онтогенезе послужил основанием для заключений об эволюционных преобразованиях структур (Мейер, 1958).

К такому же типу относятся аномалии, установленные Буварелем (Bouvarel, 1964) у молодых деревьев *Abies cephalonica* Loud. Оказалось, что мужские почки, заложенные в начале лета (1963 г.), преобразовались с течением времени в вегетативные. Это обнаружилось весной следующего года (1964 г.) при распускании почек. По мнению Бувареля, причиной такой удивительной трансформации послужило общее усиление ростовых процессов, отмеченное у всех (за редким исключением) деревьев, пострадавших от весенних заморозков в предыдущем году. Таким образом, своеобразная пролификация мужских почек у пихты, представляющая собой подобие пролификации женских шишек у ели или лиственницы, получила в данном случае причинное объяснение.

Не меньший интерес представляют противоположные явления — преобразование вегетативных частей растения в генеративные. Изменения такого типа у *Pinus* захватывают и укороченные, и удлиненные побеги.

Превращение укороченного побега в женскую шишку у молодых деревьев сосны («многошишечность», «гроздевидность») неоднократно отмечалось в литературе (Coulter, Chamberlain, 1910; Вольф, 1925; Кобранов, 1925, и др.). Авторы при этом не применяли точных методов морфологического или физиологического анализа, ограничившись описанием внешней картины этого явления. По утверждению некоторых авторов, способность к возникновению «многошишечности» у сосны передается по наследству и поэтому заслуживает внимания при селекционных работах.

Еще более интересным представляется трансформация удлиненного побега сосны в женскую шишку. Последняя в таких случаях занимает место верхушечной почки, блокируя дальнейший рост конечного побега в длину. Возникновение этого уникального явления наблюдалось у 20-летних деревьев *P. edulis* Engem. (Lanner, 1969).

Дюпюи и Геде (Dupuy, Guédès, 1969а, б) на основании изучения аномалий такого типа у молодых деревьев *P. pinaster* Aiton subsp. *maritima* H. del Vill. выдвинули постулат о гомологии между женской шишкой и ауксибластом, с одной стороны, и между семенной чешуей и брахибластом, с другой. Женская шишка, по их мнению, представляет собой подобие ауксибласта с большим диаметром, сильно ограниченного в линейном росте. Его чешуи можно рассматривать как плотно прижатые брактеи, которые в своих пазухах несут очень разросшиеся образования — семенные чешуи.

Аномалии, при которых вместо конечного удлиненного побега появляется хорошо развитая женская шишка, окруженная ауксибластами

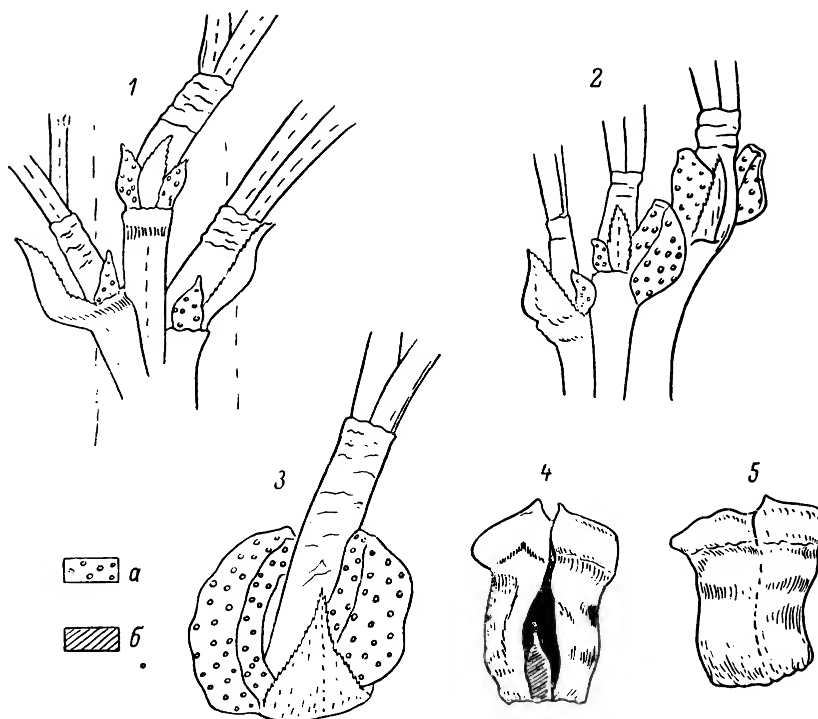


Рис. 1. Отрезок удлиненного побега сосны приморской с нормальными и трансформирующимися брахибластами.

1 — нормальные брахибласты; 2 — брахибласты с предлистьями, начинающими разрастаться; 3 — брахибласт с сильно разросшимися предлистьями; 4 — разросшиеся предлистья с остатком абортированного брахибласта; 5 —разросшиеся предлистья, плотно прижатые друг к другу краями; а — предлистья, б —абортированный брахибласт.

мутовки, Дюпюи и Геде объясняют сложным ходом трансформации удлиненного побега, в результате которой происходят не только усиление женской сексуализации, но и изменение типа ветвления — от моноподиального к симподиальному.

Удлиненные побеги, как известно, несут на себе спирально расположенные укороченные побеги — брахибласты, выходящие из пазух сильно уменьшенных заостренных листочков, приобретающих вид треугольных твердых чешуек. Брахибласты в противоположность ауксибластам, кроме чешуек, имеют два супротивных предлиста незначительных размеров и несколько асимметрично расположенных. Кроме того, имеется несколько листоподобных образований (филломов), формирующих футляр, который окружает иглы хвои (рис. 1).

В той зоне, где ауксибласты трансформируются в женскую шишку, предлистья претерпевают значительные изменения в росте (рис. 1, *2*); постепенно вытягиваясь и утолщаясь, они превращаются в овальные тела, значительно превосходящие по размерам брактеи. Они повернуты прямо к оси брахибласта (рис. 1, *3*). Последовательное разрастание предлистьев приводит к тому, что они постепенно вступают в контакт друг с другом, тесно слипаются и в конце концов срастаются своими боковыми краями. Когда это срастание становится полным, ансамбль двух тесно спаянных предлистьев оказывается идентичным нормальной семенной чешуе, способной образовывать архегонии у основания адаксиальной стороны. Остаток же брахибласта абортируется (рис. 1, *4*, *5*).

Изучение явлений, описанных Дюпюи и Геде, показало, что различные типы побегов сосны не отделены друг от друга «непроходимыми барьерами». Наоборот, указанные факты свидетельствуют о многообразии возможных модификаций ростовых процессов (Dupuy, Guédés, 1969а, б).

ТАБЛИЦА 1

Биологическая активность и число компонентов, ингибирующих рост, в эфирных вытяжках из шишек нормальной и аномальной особей кедра сибирского (апрель)

Шишки нормальные			Шишки аномальные		
Rf	прирост, % к контролю	достоверность P	Rf	прирост, % к контролю	достоверность P
0.02	63.0	6.0	—	—	—
0.42	56.0	8.3	0.47	40.0	3.2
0.54	75.0	4.2	—	—	—
0.64	49.0	8.4	—	—	—
0.73	36.3	8.4	0.74	64.0	4.0
0.83	23.0	17.9	0.80	80.0	1.3
0.87	43.8	8.8	0.88	68.0	4.0
0.90	45.6	12.6	0.91	63.0	6.1
0.97	78.0	4.5	0.97	98.0	0.3

Примечание. Прирост рассчитывался по удлинению колеоптилей в опыте по отношению к контролю.

Описанные выше типы трансформаций, рассматриваемых нами как проявление способности растений к многовариантности развития, не получили объяснений в физиологическом аспекте. В связи с этим возникает вопрос: имеют ли значение для возникновения аномалий внешние факторы? Некоторые указания по этому поводу есть в литературе. Оказывается, что изменения строения и функциональных свойств репродуктивной сферы более часты и многообразны у деревьев, произрастающих в условиях частых и резких колебаний погоды. Это показано в работе Блэка (Black, 1961), посвященной изучению аномалий у шишек и побегов *Pinus contorta* Loud., произрастающей на одном из полуостровов (Black Isle) Северной Шотландии. Внутри страны, в условиях континентальных, характеризующихся резкими скачками климатических факторов, трансформации наблюдаются чаще, чем у деревьев прибрежной зоны с ее более мягким климатом. Многошишечность, фасциации, обоеполость и тому подобные явления возникают, по Блэку, в результате «сотрясений», «шоков», ведущих к глубоким нарушениям в репродуктивной системе (Black, 1961).

Такое же разнообразие аномальных образований обнаружено у эндемика о. Тайвань *P. taiwanensis* Hayata, характеризующейся необыкновенной пластичностью вегетативных и генеративных органов (Lanner, Hinkle, 1970).

Все интересные факты, к сожалению, не подверглись детальному анализу. Остается неясным, в частности, какой из внешних факторов является решающим для проявления пластичности дерева и каковы механизмы, определяющие способность организма изменять генетически обусловленное направление развития? На поставленные вопросы можно найти некоторые ответы в многочисленных публикациях, которые служили обычными объектами экспериментального изучения подобных явлений. Многие примеры физиологического анализа половых реверсий у покрытосеменных приведены, в частности, в наших работах (Минина, 1952, 1954, 1960).

Что касается хвойных, то интересные экспериментальные данные начали появляться только в последнее время. Среди них привлекают наибольшее внимание работы японских исследователей, показавших значение природных химических соединений — регуляторов роста — для образования половых реверсий у шишек некоторых видов хвойных (изложение этих работ см.: Минина, 1970). Как будет показано ниже, этим соединениям гормонального характера принадлежит, по-видимому, ве-



Рис. 2. Аномальная женская шишка кедра сибирского с ускоренным темпом развития.

дущая роль в действии механизмов, ответственных за образование аномалий.

Такое предположение мы сделали на основании изучения неизвестного до сих пор типа аномалий в развитии женской шишки *Pinus*. В древостоях предгорий Западного Саяна А. И. Ирошниковым (1974) были обнаружены пять особей кедра *Pinus sibirica* Du Tour, у которых весь цикл развития женской шишки протекает в течение нескольких летних месяцев вместо целого года, что свойственно шишкам обычных деревьев этого вида. Вскоре после опыления начинается быстрый рост семенных чешуй, хотя в норме это происходит только после оплодотворения, наступающего обычно на втором году жизни опыленного макростробила.

Разрастается часто большое число чешуй, за исключением лишь верхней части шишки, сохраняющей состояние так называемой «озими» (рис. 2). Степень выраженности этого явления в пределах кроны варьирует. Осенью в шишках уже появляются семена с хорошо развитым эндоспермом. Нормальные зародыши у семян таких шишек не обнаружены. Зародышевый канал, как показали данные рентгенологического анализа, оказывался пустым. Сопровождается ли быстрый рост семенных чешуй таким же быстрым прохождением эмбриологических процессов, связанных с оплодотворением, покажут проводящиеся сейчас исследования.

Принимая во внимание столь ярко выраженные изменения в росте структурных элементов женской шишки, мы занялись изучением природных регуляторов роста в репродуктивных органах кедра сибирского, представленных в наше распоряжение Ирошниковым.

Для этой цели были использованы методы одно-двумерной хроматографии на бумаге по прописи В. И. Кефели и Р. Х. Турецкой (1966) с применением двух систем растворителей: кислой БУВ (Н-бутанол—уксусная кислота—вода = 40 : 12 : 28) и щелочной (Н-бутанол—гидроокись аммония—вода = 10 : 1 : 1). Фиксация растительных тканей проводилась парами воды. Для извлечения природных ауксинов и ингибиторов применялся очищенный этиловый эфир, подкисленный 2% раствором соляной кислоты. Для экстракции использовалась навеска — 2 г сухого растительного материала.

Определения проводились в эфирных вытяжках из пыльцы и целых однолетних женских шишек — аномальных (дерево № 808) и нормальных (дерево № 704).

По данным биотестов с колеоптилями пшеницы сортов Московка и Скала установлено присутствие в тканях изучаемых объектов четырех

стойких ингибиторов фенольной природы со следующими показателями: Rf 0.60—0.71, Rf 0.71—0.82, Rf 0.82—0.88 и Rf 0.88—0.97. При биотестах контролем служили отрезки колеоптилей пшеницы, находящихся в воде.

Химическая идентификация вышеназванных веществ проводилась по определенным значениям Rf, по цветным реакциям с характерными реагентами, по свечению пятна в УФ свете и частично при помощи метчиков (кофейная кислота).

Установлено наличие флавонол-гликозидов (Rf 0.82—0.88), бета-ингибиторов (Rf 0.71—0.82), в составе которых обнаружены кофейная и, по-видимому, абсцизовая кислоты. Хотя упомянутые выше четыре ингибитора были обнаружены и в нормальных шишках, но ингибирующая активность их у последних оказалась значительно выше, чем у аномальных. К тому же нормальные шишки, кроме указанных четырех ингибиторов, характеризуются присутствием дополнительных соединений ингибирующего действия, которых нет в тканях аномальных шишек. Поэтому общая величина ингибирования у первых оказалась значительно выше, чем у вторых. При использовании щелочного растворителя в экстрактах из аномальных шишек у старта хроматограмм обнаружилось вещество ауксиноподобного характера (прирост 122% от контроля). Остальные соединения оказались биологически нейтральными или ингибировали рост значительно слабее, чем вещества из нормальных шишек. Статистическая обработка данных проведена нами по А. Н. Бояркину.

В вытяжках из пыльцы активность ауксинов (при почти полном отсутствии ингибиторов) у аномальных особей была значительно выше, чем у нормальных (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Биологическая активность ауксинов в эфирных вытяжках пыльцы нормальной и аномальной особей кедра сибирского

Rf	Пыльца особей				
	нормальной		аномальной		
	прирост, % к контролю	достоверность P	Rf	прирост, % к контролю	достоверность P
Старт	130	3.0	Старт	379	9.5
0.93	126	2.1	0.86	150	3.8
0.97	104	0.4	0.92	214	4.8

Вполне вероятно, что усиление роста в данном случае вызывается более сложным комплексом ростовых веществ, чем показано выше. Уже само присутствие значительных количеств гиббереллиноподобных веществ в нормальных шишках *Pinus* (Ивонис, 1969) позволяет предполагать и их участие в образовании рассматриваемых аномалий.

Если нормальное протекание морфогенеза у растения обеспечивается определенными соотношениями природных ауксинов, гиббереллинов и кининов (Skoog, 1971), то малейшее изменение в активности ферментативных реакций, ответственных за биосинтез этих соединений, может привести к глубоким сдвигам в процессах дифференциации и роста элементов морфогенетического ряда. На основании этого можно допустить, что многовариантность развития органов обусловлена фитогормонами. Еще Д. А. Сабинин придавал им большое значение, предвидя их исключительно важную роль в генетическом контроле развития.

Принимая во внимание, что аномальные шишки образуются ежегодно (хотя и в неодинаковом количестве) у одних и тех же указанных выше деревьев кедра сибирского, можно предположить, что вызывающие их изменения в системе регуляторов роста имеют генетическую природу.

Едва ли правильно будет все типы аномалий шишек рассматривать в едином плане. По-видимому, каждый из них имеет свои особенности

как в отношении причин, их вызывающих, так и по их биохимизму. Но общей эндогенной причиной возникновения этих аномалий следует признать систему регуляторов роста, ибо во всех случаях подобных изменений морфогенеза изменение ростовых процессов оказывается определяющим.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенова Н. П., Т. В. Баврина, Т. Н. Константинова. (1973). Цветение и его фотопериодическая регуляция. — Бояркин А. Н., М. И. Дмитриева. (1959). Биологическая проба на гиббереллин. Физиол. раст., 40, 6. — Вольф Э. Л. (1925). Хвойные деревья и кустарники европейской и азиатской части СССР. — Ивонис И. Ю. (1969). Природные гиббереллино-подобные вещества в почках и генеративных органах сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. Дисс. Петрозаводск. — Ирошников А. И. (1972). Полиморфизм популяций кедра сибирского. В кн.: Изменчивость древесных растений Сибири. — Кефели В. И., Р. Х. Турецкая. (1966). Метод определения свободных ауксинов и ингибиторов в растительном материале. В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. — Кобранов Н. П. (1925). Из области лесного семеноведения. — Козубов Г. М. (1961). Стланиковая сосна в Хибинах. Бот. ж., 46, 9. — Козубов Г. М., Л. Т. Ганюшкина, А. М. Евдокимов. (1967). Цитоэмбриологические и физиолого-биохимические исследования репродуктивных органов сосны обыкновенной. В кн.: Вопросы селекции, семеноводства и физиологии древесных пород на севере. — Коновалов И. Н. (1948). Материалы к выяснению морфологической сущности явлений пролификации. Бот. ж., 33, 5. — Круклис М. В. (1964). Некоторые данные о биологии плодоношения лиственницы Чекановского в Прибайкалье. В кн.: Селекция древесных пород в Восточной Сибири. — Мейер К. И. (1958). Морфогения растений. — Минина Е. Г. (1952). Смещения пола у растений воздействием факторов внешней среды. — Минина Е. Г. (1954). Биологические основы цветения и плодоношения дуба. Тр. Инст. леса АН СССР, 17. — Минина Е. Г. (1960). Определение пола у лесных древесных растений. Тр. Инст. леса АН СССР, 47. — Минина Е. Г. (1970). Значение природных ростовых гормонов в регуляции генеративного развития лесных пород. Вопросы лесоведения, 1. — Первухина Н. В. (1957). Стробильная теория происхождения цветка и ее критика. Тр. БИН АН СССР, сер. Морфология и анатомия растений, 4. — Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биохимии цветка. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений. — Федоров Ал. А. (1949). Случаи аномалии у *Salix caprea* L. и вероятное их истолкование. Бот. ж., 34, 3. — Федоров Ал. А. (1958). Тератология и формообразование у растений. Комаровские чтения. — Федоров Ал. А. (1968). Тератология и закон гомологических рядов Н. И. Вавилова. Бот. ж., 53, 4. — Barrett W. H. G. (1956). Anomalia floral on *Pinus*. Rev. Investig. agr., 10, 1. — Black T. M. (1961). Abnormalities of the reproductive system of *Pinus contorte*. Ann. Bot., 25, 97: 21—28. — Bouvarel P. (1964). Observation sur la transformation de bourgeons à fleurs chez *Abies cephalonica* Loud. Bull. Soc. bot. France, 111, 5—6. — Chamberlain C. Y. (1935). Gymnosperms structure and evolution. — Chouard P. (1951). Réversion végétative de la fleur et néoténie provoquées experimentelement, comme moyens physiologiques d'investigation sur la phylogénie et l'ontogénie des plantes à fleur. Compt. rend. Acad. Sci., 233, 1. — Coulter J. M., C. Y. Chamberlain. (1910). Morphology of Gymnosperms. — Dupuy P., M. Guédés. (1969a). Homologie entre rameaux courts, rameaux longs et rameaux reproducteurs chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Aiton ssp. *maritima* H. del Vill). Compt. rend. Acad. Sci., 263, 11, Sér. D. — Dupuy P., M. Guédés. (1969б). Interprétation de la morphologie du cône femelle du *Pinus pinaster* Aiton ssp. *atlantica* H. del Vill. Compt. rend. Acad. Sci., 269, I, Sér. D. — Goebel K. (1932). Organographie der Pflanzen. — Lanner R. M. (1969). Terminal megasporangiate cones in pinyon pine. Canad. J. Bot., 47, 2. — Lanner R. M., E. H. Hinkle. (1970). Some shoot and cone characteristics of Taiwan red pine. Pacific Sci., 24, 3. — Mergen F. I. (1963). Sex transformation in pine hybrids. Forest Sci., 9, 3. — Momose Yukio. (1961). Bisporangiate conest in Japanese larch *Larix kaempferi* Sarg. J. Jap. Forest Soc., 43, 1. — Righter F. Y. (1932). Bisexual flowers among the pines. J. Forestry, 30, 7. — Santamour F. S. (1959). Bisexual conelets in spruce. Morris Arboretum Bull., 10, 1. — Schooley H. O. (1967). Aberrant ovulate cones in Balsam Fir. Forest Sci., 13, 1. — Scott P. (1942). A bisexual cone of White Spruce. J. Forestry, 40, 1. — Skoog F. (1971). Aspects of growth factor interactions in morphogenesis of tobacco tissue cultures. Collog. int. CHRS, 193, 115—135.

Институт леса и древесины
СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 20 XI 1974.

УДК 577.8 : 582.5/.9 (47)

С. В. Деев, А. Г. Сидорский

РАЗДЕЛЬНОПОЛЫЕ ФОРМЫ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

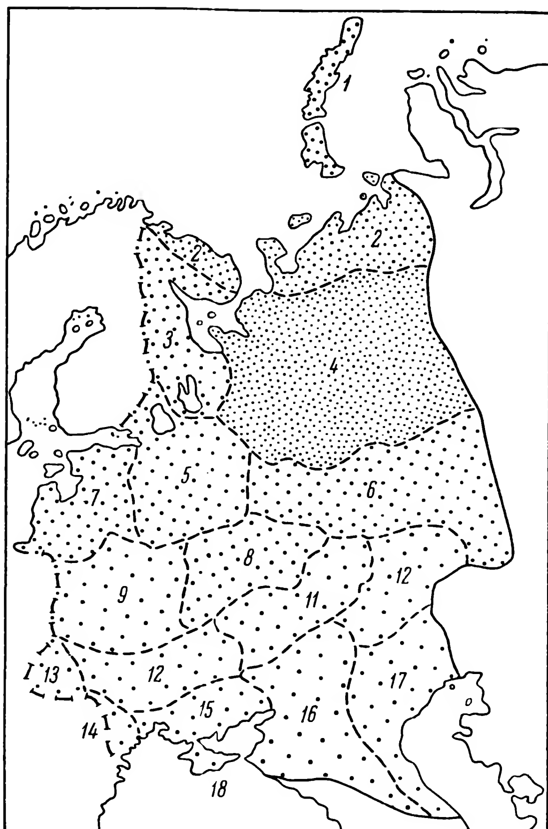
S. V. DEEV, A. G. SIDORSKY. DICLINOUS FORMS OF ANGIOSPERMOUS PLANTS IN THE FLORA OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

Показано, что с продвижением с юга на север и с запада на восток в большинстве флористических районов увеличивается доля раздельнополых растений. Это связано с ухудшением условий произрастания растений и большей жизнеспособностью раздельнополых форм. Среди раздельнополых растений доля однодомных организмов увеличивается с севера на юг. Это можно объяснить тем, что процесс половой дифференциации в северных флористических районах идет быстрее, чем в южных, а однодомные растения являются промежуточной формой при переходе от гермафродитного состояния к двудомному.

Раздельнополые растения являются объектом физиолого-биохимических, генетических, морфологических, анатомических и других исследований (Минина, 1952; Джапаридзе, 1963, 1965, и др.). В настоящее время раскрыто много сторон процесса половой дифференциации высших растений. На основании многочисленных опытов большинство исследователей пришли к выводу, что двудомные растения (диойкисты) имеют ряд существенных преимуществ перед другими половыми формами растений по жизнеспособности, фертильности половых элементов, биологическим свойствам семян, семенной продуктивности, продолжительности вегетационного периода, широте амплитуды приспособленности к условиям среды и другим показателям (Монюшко, 1937; Дарвин, 1948, 1950; Львова, 1959; Мигаль, Аринштейн, 1966; Сафарян, 1966; Thévenin, 1967; Мизунов, 1968; Фурса, 1969; Сидорский и др., 1970; Сидорский, 1971; Сорока, Жатов, 1970, 1971; Гогина, 1971; Мигаль, 1971, и др.).

Роль раздельнополых растений в эволюции покрытосеменных окончательно не установлена. Если большинство исследователей считают гермафродитное состояние растений первичным, а раздельнополое — вторичным, то относительно того, прогрессивное это явление или регрессивное, мнения исследователей расходятся. Ч. Дарвин, глубоко изучивший вопросы оплодотворения и сексуализации растений, не мог дать определенного ответа на этот вопрос (1950 : 585): «но почему образование мужских и женских цветков на разных растениях должно быть выгодным для вида после того, как перекрестное опыление было уже обеспечено раньше, далеко не ясно». В настоящее время большинство исследователей считают разделение полов у растений явлением прогрессивным (Detjen, 1917; Stout, 1923; Монюшко, 1937; Гроссгейм, 1945; Parsons, 1958; Жуковский, 1967, и др.), хотя есть ученые, отрицающие положительную роль раздельнополых организмов в эволюции растений (Кожин, 1941; Sporne, 1949).

По нашему мнению, одним из прямых доказательств прогрессивной роли раздельнополых растений может служить географическое распространение этих форм. Ямпольский (Yampolsky, 1920, 1922) приводит данные о распространении раздельнополых форм среди покрытосеменных растений. Удельный вес этих растений в конкретных флористических районах не приводится. В связи с этим было бы интересным попытаться примерно оценить по этому показателю отдельные флористические районы, выделенные во «Флоре СССР». Мы не проводили анализа этого капитального труда из-за большой трудоемкости работы, тем более что первые выпуски этого издания не включали в себя флористического описания прибалтийских республик и некоторых других районов. Кроме того, флористические районы Сибири настолько велики по занимаемой площади, что исключалась возможность установления какой-либо законо-



Флористические районы европейской части СССР (по «Флоре СССР»).

1 — Ново-Земельский, 2 — Арктико-Европейский, 3 — Карело-Лапландский, 4 — Двинско-Печорский, 5 — Ладого-Ильменский; 6 — Волжско-Камский, 7 — Прибалтийский, 8 — Верхне-Волжский, 9 — Верхне-Днепровский, 10 — Средне-Днепровский, 11 — Волжско-Донской, 12 — Заволжский, 13 — Верхне-Днестровский, 14 — Бессарабский, 15 — Причерноморский, 16 — Нижне-Донской, 17 — Нижне-Волжский, 18 — Крым. Частота встречаемости раздельнополых растений во флористических районах показана интенсивностью их штриховки.

мерности в распространении раздельнополых форм с юга на север в этой части территории СССР. Для анализа нами был взят «Определитель высших растений европейской части СССР» (Станков, Талиев, 1957), который довольно полно отражает состав флоры этой части Советского Союза. В данной работе распространение видов растений дается по административным областям. Границы флористических районов европейской части СССР (см. рисунок) иногда не совпадают с границами областей, входящих в данный район. Это обусловливает относительность полученных данных, но различие в границах в большинстве случаев небольшое, поэтому оно принципиально не меняет картины распределения растений с различной половой организацией по флористическим районам.

Первой нашей задачей было изучение распределения раздельнополых растений во флоре европейской части СССР. Мы не претендуем на полноту и законченность изложения, учитывая, что это первая попытка такой оценки флористических районов. Второй задачей было привлечение внимания ботаников к учету растений различной половой организации при флористическом описании любого района.

Анализ таблицы показывает, что с юга на север происходит закономерное увеличение относительной доли раздельнополых форм (двудомных и однодомных). Если в Крыму, Причерноморском и Бессарабском районах количество раздельнополых однодомных (монойкисты) и двудомных (диойкисты) растений составляет 5.3—6% всего количества видов в районе, то в северных флористических районах (Новая Земля, Арктико-Европейский, Двинско-Печорский и др.) оно повышается до 23.8—32.2%. Если рассмотреть относительное распределение этих же форм с запада (Прибалтийский — 16.8%) на восток (Волжско-Камский — 20%), то и в этом случае отмечается увеличение доли раздельнополых форм растений, хотя и не в такой степени, как в первом случае. Если проанализировать климатические условия отдельных флористических районов,

Распределение раздельнополых форм покрытосеменных растений во флористических районах европейской части СССР

Район	Число видов	Раздельнополые формы от числа видов, %	Соотношение различных половых форм раздельнополых растений, %	
			диойкисты	монойкисты
Ново-Земельский	320	23.8	58.0	42.0
Арктико-Европейский	493	27.6	50.0	50.0
Карело-Лапландский	302	24.1	47.9	52.1
Двинско-Печорский	666	32.2	33.0	67.0
Ладого-Ильменский	563	23.8	33.1	66.9
Волжско-Камский	876	20.0	27.8	72.2
Прибалтийский	616	16.8	25.3	74.7
Верхне-Волжский	585	20.9	29.7	70.3
Верхне-Днепровский	813	13.5	26.4	73.6
Средне-Днепровский	817	13.8	25.6	74.4
Волжско-Донской	773	15.5	32.5	67.5
Заволжский	742	10.0	31.5	68.5
Верхне-Днестровский	587	12.5	16.2	83.8
Бессарабский	604	6.0	11.4	88.6
Причерноморский	849	5.4	19.1	80.9
Нижне-Донской	653	5.2	26.5	63.5
Нижне-Волжский	861	7.3	11.1	88.9
Крым	1021	5.3	10.9	89.1

то можно четко выявить ухудшение условий произрастания растений с запада на восток и особенно с юга на север по всей анализируемой территории за счет ухудшения прежде всего температурного режима и в некоторых случаях — режима влажности. Локальное ухудшение произрастания также ведет к увеличению доли раздельнополых растений. Так, в Нижне-Донском районе имеется 5.2% раздельнополых растений, в то время как в соседнем, Нижне-Волжском районе количество этих растений возрастает до 7.3%, вероятно, вследствие того, что большая часть территории последнего района представлена засушливыми и засоленными степями и полупустынями.

Каковы же причины усиления процесса половой дифференциации растений в менее благоприятных условиях произрастания? Точный и полный ответ на этот вопрос сегодня дать нельзя, хотя экспериментальные данные приближают нас к разгадке этого феномена. Несомненно, отбор предъявляет особенно жесткие требования к жизненным формам в неблагоприятных условиях произрастания. Успех сопутствует тем формам, которые обладают более широкой амплитудой жизненно важных функций. Как указывалось выше, раздельнополые однодомные и особенно двудомные формы имеют существенные преимущества перед гермафродитными растениями по многим физиолого-биохимическим показателям, что в целом усиливает их жизнеспособность. Важно также отметить, что раздельнополые растения являются более скороспелыми (с меньшим вегетационным периодом) формами, чем гермафродитные. Кроме того, разделение полов у растений является одним из механизмов повышения гетерозисного состояния популяций за счет уменьшения (монойкисты) или исключения (диойкисты) самоопыления. Известно, что гетерозисное состояние растений в целом сопровождается усилением жизнеспособности организма.

Определенный интерес представлял анализ распределения однодомных и двудомных растений по отдельным флористическим районам (см. таблицу). Количество двудомных видов среди раздельнополых форм резко увеличивается с юга на север (Крым — 10.9, Новая Земля — 58%) и в меньшей степени с запада на восток (Прибалтика — 25.3, Волжско-Камский район — 27.8%). Раздельнополые однодомные растения счи-

таются переходной формой к двудомным растениям (Correns, 1928; Rosa, 1928; Whitaker, 1931; Монюшко, 1937; Lewis, 1942; Westergaard, 1958; Уильямс, 1968, и др.), поэтому в тех районах, где процесс половой дифференциации начался давно и идет с большой скоростью, удельный вес монойкистов несколько ниже, так как многие виды, для которых в этих экологических условиях половая дифференциация стала одним из путей закрепления в данном климатическом районе, закончили переход к двудомному состоянию. В южных флористических районах, где процесс половой дифференциации идет значительно медленнее, большинство раздельнополых растений представлено однодомными формами. Надо также учитывать, что однодомные растения являются не только переходной формой к двудомным, но и самостоятельным половым типом, обеспечивающим формирование растениями высокофертильных половых элементов (Сидорский, Сидорская, 1969; Сидорский, 1974).

Таким образом, анализ географического распространения различных половых форм растений показывает, что раздельнополые организмы представлены в большей степени во флористических районах с неблагоприятными условиями среды. Двудомное состояние растения является конечным результатом процесса половой дифференциации. К нему ведут многие пути сексуализации растений. Так, гетеростилия, широко распространенная в природе, по мнению некоторых авторов (Ornduff, 1966; Bernard, 1971; Суриков, 1971), является переходной формой к двудомному состоянию растений. Кроме двудомных и раздельнополых однодомных растений, в природе существует еще ряд половых форм (андромонойкисты, андродиойкисты, гиномонойкисты, гинодиойкисты, тримонойкисты и др.), хотя и не столь распространенных, как первые. Было бы важно, чтобы при флористическом описании отдельных районов учитывались все половые формы растений. Это позволит более точно указать место в эволюции растений форм с различной половой организацией.

ЛИТЕРАТУРА

Гогина Е. Е. (1971). По поводу различий в семенной продуктивности обоеполых и женских особей у *Thymus*. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 82. — Гроссгейм А. А. (1945). К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений. Сов. бот., 13, 13. — Дарвин Ч. (1948, 1950). Сочинения, 6. 7. — Джапаридзе Л. И. (1963, 1965). Пол у растений, ч. 1, 2. — Жуковский П. М. (1967). Гетерозис растений и филогенетическая стерильность как эволюционные явления в природе. Генетика, 3, 5. — Кожин А. Е. (1941). Вопросы выражения пола и многообразие сексуальных типов у цветковых растений. Ж. общ. биол., 2, 3. — Львова И. Н. (1959). Особенности формирования цветков в семействе тыквенных в связи с направлением эволюции. В кн.: Доклады совещания по общим вопросам биологии. — Мигаль Н. Д. (1971). Использование разнокачественности пыльцы в селекции конопли. В кн.: Вопросы селекции и семеноводства конопли и кенафа. — Мигаль Н. Д., А. И. Аринштейн. (1966). О жизнеспособности пыльцы конопли. Науч. докл. высшей школы, Биол. науки, 3. — Мизунов Г. (1968). Селекция арбузов и дынь на скороспелость. Картофель и овощи, 8. — Минина Е. Г. (1952). Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. — Монюшко В. А. (1937). Половые формы цветковых растений и закономерность в их географии и происхождении. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1, 2. — Сафарян И. М. (1966). Самоопилодотворение и фертильность пыльцы гермафродитного цветка у арбуза. Изв. АН АрмССР, Биол. науки, 19, 1. — Сидорский А. Г. (1971). Биологический резерв повышения продуктивности растений. Уч. зап. Горьковск. пед. инст., 122. — Сидорский А. Г. (1974). Биологические основы половой дифференциации высших растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 2. — Сидорский А. Г., Э. А. Сидорская. (1969). Некоторые вопросы половой дифференциации раздельнополых однодомных растений. Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 9. — Сидорский А. Г., Э. А. Сидорская, М. И. Мартынова, М. Ф. Востроконов, Л. И. Ганин. (1970). Фотосинтез и дыхание раздельнополых растений. Физиол. раст., 17, 6. — Сорока В. П., А. И. Жатов. (1970). Некоторые особенности развития эндосперма однодомной и двудомной конопли. Науч. докл. высшей школы, Биол. науки, 6. — Сорока В. П., А. И. Жатов. (1971). Особенности микроспорогенеза у двудомной и однодомной конопли. Цитология и генетика, 5, 1. — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Суриков И. М. (1972). Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений. В кн.: Успехи современной генетики, 4. — Уильямс У. (1968). Генетические основы селекции растений. —

Ф у р с а Т. (1969). Об опылении арбузов. Картофель и овощи, 8. — B e r n a r d H. (1971). L'hétérostylie. Anné biol., 10, 7—8. — C o r r e n s C. (1928). Bestimmung, Vererbung und Vesteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaft, 2. — D e t j e n L. R. (1917). Inheritance of sex in *Vitis rotundifolia*. North Carolina Agr. Exp. Tech. Bull., 12. — L e w i s D. (1942). The evolution of sex in flowering plants. Biol. rev. Cambridge Philosoph. Soc., 17. — O r n d u f f R. (1966). The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides*. Evolution, 20, 3. — P a r s o n s P. A. (1958). Evolution of sex in the flowering plants of South Australia, Nature, 181, 4624. — R o s a J. T. (1928). The inheritance of flower types in *Cucumis* and *Citrullus*. Hilgardia, 3, 9. — S p o r n e K. R. (1949). A new approach to the problem of the primitive flower. New Phytologist, 48. — S t o u t A. B. (1923). Alternation of sexes and intermittent production of fruit in the spider flower. Amer. J. Bot., 10. — T h é v e n i n L. (1967). Les problèmes d'amélioration chez *Asparagus officinalis* L., 1. Biologie et améliorat. plantes, 17. — W e s t e r g a a r d M. (1958). The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. Adv. Genet., 9. — W h i t a k e r J. (1931). Sex ratio and sex expression in the cultivated *Cucubits*. Amer. J. Bot., 18, 5. — Y a m p o l s k y C. (1920). The occurence and inheritance of sex intergradation in plants. Amer. J. Bot., 7. — Y a m p o l s k y C. (1922). Distribution on sex forms in the phanerogamic flora. Bibliotheka genetica, 3, 1.

Арзамасский государственный
педагогический институт
им. А. П. Гайдара.

Получено 26 V 1975.

УДК 582.33 (571.568)

А. Л. Жукова, О. И. Сумина

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ МАССИВОВ БАЙДЖАРАХОВ ОСТРОВА КОТЕЛЬНОГО (НОВОСИБИРСКИЕ ОСТРОВА)

A. L. Z H U K O V A, O. I. S U M I N A. ON LIVERWORTS FLORA OF BAYDZHERAKH MASSIFS AT KOTELNY ISLAND (NOVOSIBIRSK ISLANDS)

В ходе геоботанических описаний бугров и ложбин массивов байджарахов о. Котельного был собран бриологический материал. Просмотр его позволил выделить 27 видов печеночных мхов; 11 видов приводятся впервые для острова. Наибольшим видовым разнообразием отличаются ложбины (26 видов). На буграх отмечено 19 видов печеночников.

Остров Котельный расположен на 76° с. ш., в подзоне арктических тундр. Он представляет значительный интерес для ботаников различных специальностей.

Планомерное изучение флоры печеночных мхов этого района не проводилось, но имеются две работы, в которых приведены списки печеночников. Б. Н. Городков (1956) в ходе геоботанических описаний растительности острова составил список из 32 видов. И. И. Абрамов (1963) при изучении мхов с некоторых островов Новосибирского архипелага указал для о. Котельного 11 видов печеночных мхов. Оба списка — результат исследований, проведенных в северной части острова.

Для настоящей работы также не делалось специальных флористических сборов; использован материал (266 образцов), собранный при геоботанических описаниях растительности массивов байджарахов. Сборы сделаны О. И. Суминой в 1974—1975 гг. на юго-западном побережье о. Котельного близ устья р. Орто-Дьиэ и в окрестностях метеорологической станции Пролив Санникова.

Наш список печеночных мхов насчитывает 27 видов, относящихся к 3 порядкам, 14 семействам и 22 родам. Хотя многие виды являются общими со списками Городкова и Абрамова, в целом теперь для о. Котельного известно 45 видов печеночных мхов. В настоящей статье для острова приводятся 11 видов, не отмечавшихся здесь ранее; среди них *Anthelia juratzkana* (часто встречается со спороношением), *Gymnomitrium concinnatum*, *Lophozia heterocolpa*, *Scapania calcicola*, *Tritomaria scitula*, *Leiocolea*

badensis, *Sphenolobus minutus* var. *grandis*, *Solenostoma pumilum* subsp. *polaris* и f. *cavifolius*, *Blasia pusilla*. *Mesoptichia salhbergei* еще недавно считался редким видом, а теперь отмечен для ряда районов азиатской Арктики; нахождение его на Котельном пока самое восточное. Поскольку Арктика в основном мир облиственных форм печеночных мхов, находки слоевцовых форм здесь всегда любопытны, поэтому представляет интерес найденная здесь *Riccia glauca*, к тому же со зрелыми спорами. Этот вид широко распространен, но указаний на его встречаемость в высокой Арктике СССР, по-видимому, не было.

Район исследования представляет собой пологоувалистую равнину, прорезанную оврагами и долинами многочисленных ручьев. Бóльшая часть последних не имеет выраженного русла, и сток воды происходит по выровненному днищу долины. Сильное развитие термокарста обусловило специфическую форму рельефа: для района очень характерны массивы байджарахов, которые представляют собой группы регулярно расположенных бугров, разделенных ложбинами.

Бугры (как и ложбины) отличаются друг от друга по растительности, что позволяет выделить среди них ряд типов. Подробное описание их имеется в статье О. И. Суминой (1975), здесь же мы приводим краткую характеристику типов бугров и ложбин в объеме, необходимом для данной статьи.

Пятнисто-тундровые бугры. Пологие, не превышающие 0.5 м в высоту; растительный покров их почти не отличается от злаково(*Alopecurus alpinus*)-ожиково(*Luzula confusa*)-ивково(*Salix polaris*)-моховой (*Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ditrichum flexicaule* и др.) пятнистой тундры водораздела. По-видимому, эти бугры представляют собой начальную стадию формирования байджарахов, когда различия растительности бугров и окружающих ложбин едва заметны. На пятнисто-тундровых буграх собраны 10 видов печеночников: *Tritomaria quinquedentata*, *Cephaloziella arctica*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Plagiochila arctica*, *Lophozia alpestris*, *L. heterocolpa*, *Sphenolobus minutus*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Anthelia juratzkana*, *Gymnomitrium corallioides*.

Лишайниково-тундровые бугры. Более высокие, чем первые (0.5—1 м), хорошо отграничены от ложбин. Растительность на их плоской вершине напоминает один из вариантов плакорной разнотравно-злаково-ивково-лишайниковой тундры. По краям бугра суглинок обваливается глыбами, на которых поселяются *Cochlearia groenlandica*, *Draba macrocarpa*, *Stellaria edwardsii* и др. На этих буграх также встречены 10 видов печеночников: *Tritomaria quinquedentata*, *Cephaloziella arctica*, *Plagiochila arctica*, *Arnellia fennica*, *Lophozia alpestris*, *Sphenolobus minutus*, *Anthelia juratzkana*, *Tritomaria scitula*, *Gymnomitrium corallioides*, *Scapania gymnostomophila*.

Эродированные бугры. Разные по размерам и форме — от 0.5 до 5 м высотой, плосковершинные или конусовидные. Вершина бугра почти лишена растительности, или же иногда на ней сохраняются отдельные участки разрушившейся тундровой дернины: полуотмершие мхи с коркой накипных лишайников на них и немногочисленными цветковыми. В нижней части склонов бугров поселяются отдельные особи *Cochlearia groenlandica*, *Phippsia algida*, *Draba macrocarpa*. Для таких бугров отмечены только 4 вида печеночных мхов: *Tritomaria quinquedentata*, *Cephaloziella arctica*, *Anthelia juratzkana* и *Solenostoma pumilum* subsp. *polaris* f. *cavifolius*.

Луговинные бугры. Невысокие, около 1 м высоты, округлые, сложены крупными глыбами суглинка, имеющими поперечник 40—50 см. Растительная дернина, в которой преобладают злаки и *Oxyria digyna*, покрывает вершины глыб, а на их суглинистых стенках поселяются накипные лишайники. Здесь обнаружены 5 видов печеночных мхов: *Tritomaria quinquedentata*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Plagiochila arctica*, *Lophozia alpestris*, *Tritomaria scitula*.

Нивальные бугры. Обычно приурочены к нижним частям склонов распадков. Конусовидные (высота 1.5—3 м), сложены мелкими округлыми комками суглинка, поверхность которых затянута темной коркой из накипных лишайников и печеночников. Это одно из самых бедных в отношении печеночников местообитаний — здесь отмечены только 2 вида: *Cephaloziella arctica* и очень редко *Marchantia polymorpha.*

Торфяные бугры. Столообразные, иногда прямоугольные в плане (от 0.5 до 1.5 м высотой). Плоская верхушка либо лишена растительного покрова, либо несет ожиково-вейниково-мохово-лишайниковую группировку, которая, впрочем, никогда не занимает ее полностью. Торфяные бугры встречаются в долинах рек и ручьев. В ложбинах вокруг них избыточное увлажнение и доминируют *Dupontia fischeri*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*. На торфяных буграх, вероятно, наиболее благоприятные условия для роста печеночных мхов, так как при просмотре материала выделены 13 видов: *Tritomaria quinquedentata*, *Cephaloziella arctica*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Plagiochila arctica*, *Lophozia alpestris*, *Leiocolea badensis*, *Sphenolobus minutus*, *Anthelia juratzkana*, *Tritomaria scitula*, *Gymnomitrium corallioides*, *Preissia quadrata*, *Riccardia pinguis*, *Odontoschisma macounii*. Всего для бугров, таким образом, известно 19 видов.

Для ложбин выделено пять типов.

Лисохвостово-ивково-моховые ложбины. Растительность здесь напоминает плакорную лисохвостово-ожиково-ивково-моховую пятнистую тундру. Задернение субстрата от 60 до 98%. Пятна суглинка обычно заселяются отдельными цветковыми, а также накипными лишайниками. Наиболее сомкнутый покров развивается в ложбинах с бóльшим увлажнением. В местообитаниях этого типа отмечено максимальное количество видов печеночных мхов — 16: *Ptilidium ciliare*, *Tritomaria quinquedentata*, *Cephaloziella arctica*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Arnellia fennica*, *Lophozia alpestris*, *Sphenolobus minutus*, *Anthelia juratzkana*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Gymnomitrium corallioides*. *G. concinnatum*, *Scapania gymnostomophila*, *Lophozia heterocolpa*, *L. wenzelii*, *Tritomaria scitula*, *Plagiochila arctica*.

Лисохвостово-моховые ложбины. Поверхность субстрата почти полностью покрыта мхами. Кроме лисохвоста, обильны *Juncus biglumis* и *Oxyria digyna*; довольно много *Stellaria edwardsii* и лютиков. Эти ложбины не менее богаты видами печеночных мхов: здесь отмечены 14 видов; 11 — общие с предыдущим типом ложбин и, кроме того, встречены *Scapania calcicola*, *Blasia pusilla*, *Riccia glauca*.

Пестроразнотравно-лишайниковые ложбины. Поверхность субстрата, расчлененная на мелкие бугорки (высота 5—12, диаметр 10—30 см), затянута плотной коркой накипных лишайников и печеночников. Эти ложбины хорошо выделяются физиономически благодаря большому количеству цветущих куртин *Saxifraga caespitosa* (проективное покрытие до 10%) и *Draba macrocarpa* (до 7%), а также характерному аспекту, который создают белые пятна накипных лишайников из родов *Pertusaria* и *Ochrolechia*. Здесь отмечены 7 видов печеночных мхов и среди них: *Tritomaria quinquedentata*, *T. scitula*, *Cephaloziella arctica*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Plagiochila arctica*, *Lophozia alpestris*, *Anthelia juratzkana*.

Дюпонциевые ложбины. В условиях избыточного увлажнения встречаются сообщества с *Dupontia fischeri* и влаголюбивыми мхами из родов *Calliergon*, *Campylium*, *Bryum*, *Drepanocladus*. Иногда в качестве содоминантов выступают пушицы, *Arctophila fulva* и другие виды. Сходная растительность характерна для днищ долин ручьев. Дюпонциевые ложбины сочетаются с торфяными буграми. В этих условиях произрастают 12 видов печеночников: *Ptilidium ciliare*, *Tritomaria quinquedentata*, *Cephaloziella arctica*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Arnellia fennica*, *Anthelia juratzkana*, *Odontoschisma macounii*, *Mesoptichia sahlbergii*,

Gymnomitrium corallioides, *Lophozia alpestris*, *Sphenolobus minutus*, *Preissia quadrata*.

Разнотравно-моховые, обедненные ложбины носят следы недавнего избыточного увлажнения. Выровненное днище, сплошь затянутое мхами, нередко морозобойными трещинами разбито на полигоны до 0.5 м в поперечнике. Около 15—25% площади занимают цветковые (*Ranunculus sabinii*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga cernua* и др.), в незначительном количестве представлены накипные лишайники — 5—7%. Для этого типа местообитаний отмечено всего 3 вида печеночников: *Cephaloziella arctica*, *Marchantia polymorpha*, *Solenostoma pumilum* subsp. *polaris* f. *cavifolius*.

Всего в массивах байджарахов обнаружено 26 видов печеночных мхов. Количество видов печеночников в растительных группировках разных элементов рельефа неодинаковое. Самыми богатыми во флористическом отношении являются ложбины — здесь встречены 26 видов. На буграх выявлены 19 видов (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Общее количество видов печеночных мхов, встреченных в разных типах местообитаний

Бугры	Количество видов	Ложбины	Количество видов
Пятнисто-тундровые	10	Лисохвостово-ивково-моховые	16
Лишайниково-тундровые	10	Лисохвостово-моховые	14
Эродированные	4	Пестроразнотравно-лишайниковые	7
Луговинные	5	Дюпонциевые	12
Нивальные	2	Разнотравно-моховые, обедненные	3
Торфяные	13		
Количество видов на буграх	19	Количество видов в ложбинах	26

Распределение печеночников по различным типам местообитаний представлено в табл. 2.

Кроме основных сборов, в массивах байджарахов были взяты отдельные образцы из некоторых местообитаний за их пределами. У подножья склона долины реки, во влажной дюпонциево-пущицево-моховой группировке — *Cephaloziella arctica*, *Tritomaria quinquedentata*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Odontoschisma macounii*, *Ptilidium ciliare*; на левом берегу р. Орто-Дьиэ, на заливаемом водой участке, в разнотравно-злаковой несомкнутой группировке на песчаном субстрате — *Solenostoma pumilum* subsp. *polaris*; в пойме р. Орто-Дьиэ, в ожиково-злаково-лишайниковой тундре — *Ptilidium ciliare* (очень мало, редкие побеги); на низкой части приречной террасы, в ивково-ожиково-лишайниково-моховой тундре — *Orthocaulis kunzeanus*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Cephaloziella arctica*; в злаково-моховой группировке днища ручья, при избыточном увлажнении — *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh.) Dum. Все виды печеночных мхов, кроме *Solenostoma pumilum* subsp. *polaris* и *Chiloscyphus pallescens*, встречались на байджарахах. К сожалению, сборы эти были слишком малы, а места сборов ограничены берегами реки.

Наиболее часто в просмотренном материале встречается *Cephaloziella arctica* — более 100 раз, значительно меньше, но все же много раз отмечены *Tritomaria quinquedentata* (40), *Lophozia alpestris* (33), *Plagiochila arctica* (22), *Sphenolobus minutus* (19), *Blepharostoma trichophyllum* (15), *Tritomaria scitula* и *Orthocaulis kunzeanus* (по 14), *Anthelia juratzkana* (12). 10 видов выявлены от 10 до 2 раз и 7 видов по 1 разу.

Характер роста у печеночников в упомянутых местообитаниях в общем одинаковый — сплошного покрытия они не образуют. Встречаются

ТАБЛИЦА 2

Распределение печеночных мхов в массивах байджарахов о. Котельного

Вид	Бугры						Ложбины				
	пятнисто-тундровые	лишайнико-во-тундро-вые	эродирован-ные	луговинные	нивальные	торфяные	лисохвосто-во-ивково-моховые	лисохвосто-во-моховые	пестроразно-травно-ли-шайниковые	долопцие-вые	разнотравно-моховые, обедненные
Anthelia juratzkana (Limpr.) Trevis	+	+	+			+	+	+	+	+	
Arnellia fennica (Gottsche) Lindb.		+					+	+		+	
Blasia pusilla L.								+			
Blepharostoma trichophyllum var. *brevirete* Bryhn et Kaal.	+			+		+	+	+	+	+	
Cephaloziella arctica Bryhn et Kaal.	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
Gymnomitrium concinnatum Corda							+	+			
G. corallioides Nees	+	+				+	+	+		+	
Leiocolea badensis (Gottsche) Jørg.						+					
Lophozia alpestris (Schleich.) Evans	+	+		+		+	+	+	+	+	
L. heterocolpa (Thed.) Howe	+						+	+			
L. wenzelii (Nees) Stephanii							+				
Marchantia polymorpha L.					+						+
Mesoptichia sahlbergii (Lindb. et Arn.) Evans										+	
Odontoschisma macounii (Aust.) Underw.						+				+	
Orthocaulis kunzeanus (Hübener) Buch	+						+	+			
Plagiochila arctica Bryhn et Kaal.	+	+		+		+	+		+		
Preissia quadrata (Scop.) Nees						+				+	
Ptilidium ciliare (L.) Hampe										+	
Riccardia pinguis (L.) Gray						+	+				
Riccia glauca L.								+			
Scapania calcicola (Arn. et Perss.) Ingham								+			
S. gymnostomophila Kaal.		+					+				
Solenostoma pumilum subsp. *polaris* f. *cavifolius* Schust.			+								+
Sphenolobus minutus var. *grandis* (Gottsche) Arn.	+	+				+	+	+		+	
Tritomaria quinquedentata (Huds.) Buch	+	+	+	+		+	+	+	+	+	
Tritomaria scitula (Taylor) Jørg.		+		+		+	+		+		

чистые пятна из видов *Cephaloziella arctica* или *Gymnomitrium corallioides*, либо из смеси нескольких видов — *Arnellia fennica*, *Cephaloziella arctica*, *Tritomaria scitula*, *Lophozia alpestris*, *Gymnomitrium corallioides*, *Anthelia juratzkana*, но величина пятен незначительна. Чаще печеночники растут отдельными побегами или пучками побегов среди других мхов или лишайников. В количественном отношении разные виды представлены также по-разному. Наиболее обильными являются виды, образующие пятна, и среди них *Gymnomitrium*, *Cephaloziella*, *Anthelia*, а среди растущих в куртинах мхов — *Sphenolobus*, *Lophozia*, *Tritomaria*. *Ptilidium ciliare*, широко распространенный в южных тундрах и занимающий там большие пространства со сплошным покрытием, здесь встречен только 3 раза и в виде единичных побегов. Аналогичное явление было отмечено для байджарахов в бухте Марии Прончищевой, на 75°30′ с. ш. (Жукова, 1974). Слоевцовые печеночники образуют очень мелкие, от 5 до 10—15 мм длины, разрозненные слоевища, иногда почти незаметные среди мхов.

Морфологические признаки у печеночников о. Котельный типичны для условий высокой Арктики. Все растения чрезвычайно мелкие, от 3 до 10, редко 15 мм длины, почти всегда с темно-бурой окраской стебля и листьев, особенно при росте пятнами. Нередко стебель очень мясистый, облиствение разреженное. Часто всречаются растения с выводковыми почками (*Lophozia alpestris*, *L. heterocolpa*, *Scapania calcicola*, *S. gymnostomophila*, *Leiocolea badensis*, *Marchantia polymorpha*), и это вполне типично. Наряду с этим отмечены растения, имеющие перианции (*Lophozia alpestris*); более того, хорошо развитые зрелые коробочки со зрелыми спорами были у растений *Anthelia juratzkana* (в 6 случаях) и у *Riccia glauca*.

ЛИТЕРАТУРА

А б р а м о в И. И. (1963). Мхи Новосибирских островов. Тр. Аркт. и антаркт. н.-и. инст., 224. — Г о р о д к о в Б. Н. (1956). Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). В кн.: Растительность крайнего севера и ее освоение, 2. — Ж у к о в а А. Л. (1974). Печеночные мхи (*Hepaticae*) из бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). Нов. сист. низш. раст., 11. — С у м и н а О. И. (1975). Растительность байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). Бот. ж., 60, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
и
Ленинградский государственный университет.

Получено 15 XII 1975.

УДК (582.26 282.247.41)

В. И. Михайлов

ВИДЫ РОДА *NITZSCHIA* HASS. (*BACILLARIOPHYTA*) В ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

V. I. MIKHAILOV. SPECIES OF THE GENUS *NITZSCHIA* HASS. (*BACILLARIOPHYTA*) IN VOLGA WATER RESERVOIRS

Река Волга и ее водохранилища будучи крупнейшим источником пресноводных ресурсов центральной части РСФСР с давних пор являются объектом внимания альгологов. Имеется немало работ, посвященных изучению водорослей в данных водоемах. Эти исследования начались с наблюдений Е. Н. Болохонцева (1902, 1903), который отметил среди других водорослей 3 вида *Nitzschia*. Следующим значительным вкладом стало исследование, выполненное М. Х. Эльдаровой-Сергеевой (1913), которая нашла в Нижней Волге 8 видов *Nitzschia*. Значительное число представителей этого рода — 19 видов и разновидностей — приводится в работе В. И. Есыревой (1945). В работах других исследователей (Неизвестнова-

Жадина, 1941; Климова, 1964; Кузьмин, Елизарова, 1967, и др.) также указывалось на нахождение отдельных видов *Nitzschia*. В результате всех этих исследований до настоящего времени в реке Волге и ее водохранилищах обнаружено 29 видов и разновидностей *Nitzschia*, обитающих в планктоне и бентосе.

Однако эти исследования проводились с помощью светового микроскопа, в силу чего виды *Nitzschia*, имеющие тонкую структуру панциря и малые размеры, остались незамеченными. Настоящая работа представляет результаты использования электронного микроскопа для изучения этого рода и существенно дополняет его видовой состав в названных водоемах.

Материал и методика

Материалом нашего исследования послужили сборы фитопланктона, осуществленные во время экспедиционных рейсов по Волге и ее водохранилищам от г. Калинина до г. Астрахани летом 1972 г. Экспедиции были организованы Институтом биологии внутренних вод АН СССР.

Пробы отбирались однометровым батометром системы Францева (Гусева, 1956), с каждого метра глубины, что дает возможность полнее учитывать видовой состав водорослей. Литр пробы концентрировался до 5 мл путем фильтрации через мембранный фильтр № 5. Фиксация проб фитопланктона осуществлялась кислым иодно-формалиновым фиксатором (Utermöhl, 1958).

Часть воды, собранной на станциях, разливалась в стерильные склянки объемом 100 см^3, которые закрывались ватными пробками и помещались в люминостат на 10 дней. Наряду с хорошим освещением культивируемые водоросли получали минеральную подкормку в виде соли K_2HPO_4, так как данные гидрохимии показали недостаток в воде фосфора. Этот прием позволил выявить некторые виды, редкие в обычных условиях, но в склянках обильно развивавшиеся. Следует заметить, что с помощью данного метода, варьируя условия и подбирая для минеральной подкормки различные соли, можно добиться массового развития нужной исследователю группы водорослей.

Предварительный просмотр проб осуществлялся в микроскопе МБИ-3, и наиболее интересные в видовом отношении пробы отбирались для электронномикроскопического изучения.

Обработка материала проводилась по методу «холодного сжигания» протопласта клетки в хромовой смеси с последующим центрифугированием. Для видов с тонкой структурой панциря экспозиция в хромпике длилась 2—3, с грубой— 5—6 мин.

Тщательно отмытые кремниевые створки в капле бидистиллята наносились с помощью капилляра на сеточки, предназначенные специально для электронной микроскопии. На сеточки предварительно наносилась тончайшая пленка-подложка из коллодия или формвара. Методика приготовления пленки описана в книге В. И. Бирюзовой и В. Л. Боровягина (1963).

Готовые препараты изучались и фотографировались в электронном микроскопе Tesla BS-242 при увеличениях в 1280 и 2800 раз. При фотопечатании с негатива изображение увеличивалось в 4 раза.

Видовой состав рода Nitzschia Hass.

В результате проведенного исследования в фитопланктоне Волжских водохранилищ нами было обнаружено 37 видов и разновидностей *Nitzschia* (см. таблицу), 16 из которых впервые отмечены в этих водоемах.

Такие водоросли, как *N. acicularis*, *N. palea*, *N. kuetzingiana*, *N. holsatica*, часто встречаются во всех водохранилищах. Для этих видов характерна значительная морфологическая изменчивость (Михайлов, 1975). Они имеют наибольшее обилие и распространение в исследованных водоемах (рис. 1 и 2). Так, численность *N. acicularis* в Иваньковском водохра-

Видовой состав рода *Nitzschia* Hass. в водохранилищах Волжского каскада

Вид	Водохранилища (обилие): И	У	Р	Г	К	С	В	НВ	Галобность	Местообитание	Место в таблице иллюстраций (см. вклейку)	Вид найден впервые
N. tryblionella var. *levidensis* (W. Sm.) Grun.	1	0	1	0	0	1	1	1	И	Б		
N. tryblionella var. *calida* Grun.	1	1	0	0	0	1	1	0	И	Б		
N. angustata (W. Sm.) Grun.	1	0	0	0	0	1	1	1	И	Б	табл. IV, *3*	+
N. thermalis Kutz.	1	0	0	0	1	1	0	0	И	Б		
N. thermalis var. *minor* Hilse	1	0	0	0	0	1	0	1	И	Б	табл. I, *1*	+
N. constricta f. *parva* V. H.	1	0	0	0	0	0	1	1	ГЛ	Б		+
N. angularis var. *affinis* Grun.	0	1	1	0	0	0	0	0	МГ	Б	табл. II, *5*	+
N. denticula var. *baicalensis* Skv.	0	1	0	1	1	1	0	0	И	П	табл. I, *5*	+
N. linearis W. Sm.	0	0	0	1	0	0	1	0	ОГ	Б		
N. recta Hantzsch.	1	0	0	0	0	0	0	1	ОГ	Б		
N. aguaea Wisl. et Poretzky	0	0	0	0	0	0	1	2	И	Б	табл. IV, *1*, *2*	+
N. sublinearis Hust.	0	1	1	1	0	0	0	1	ОГ	Б	табл. I, *2*	
N. dissipata (Kutz.) Grun.	1	1	0	0	1	0	0	0	МГ	Л	табл. II, *4*	
N. acuta Hantzsch.	1	1	1	0	1	1	0	0	И	П	табл. II, *6*, *7*	
N. amphibia Grun.	1	0	0	0	0	1	1	1	И	Л		
N. amphicephala Grun.	1	0	0	0	0	1	0	1	ОГ	Б	табл. I, *4*	+
N. microcephala Grun.	1	0	0	0	1	1	0	1	И	Б	табл. I, *3*	
N. frustulum (Kutz.) Grun.	0	0	0	1	0	1	0	0	И	Б	табл. IV, *5*	
N. hustedtii Sheshukova	1	0	0	1	1	0	1	0	И	Б	табл. I, *6*	+
N. romana Grun.	1	0	0	0	0	0	0	0	И	Б		+
N. fonticola Grun.	0	0	0	1	1	0	0	1	ОГ	Б		
N. palea (Kutz.) W. Sm.	1	2	1	1	3	1	1	2	И	Л	табл. III, *1*	
N. palea var. *capitata* Wisl. et Poretzky	1	1	0	0	1	0	1	1	МГ	Л	табл. III, *2*	+
N. palea var. *minuta* Bleisch.	0	0	1	0	0	0	0	1	И	Л	табл. III, *3*	+
N. kuetzingiana Hilse	1	1	2	1	1	1	1	1	И	ЭП	табл. III, *4*	
N. kuetzingiana var. *exilis* W. Sm.	1	0	1	0	1	1	1	1	И	ЭП	табл. III, *5*	+
N. holsatica Hust.	1	0	0	0	1	1	2	1				
N. gracilis Hantzsch.	0	1	0	1	0	0	0	0	И	Л		
N. liebetruthii Grun. et Rabenh.	1	0	1	1	0	0	0	1	МГ	Б	табл. I, 7	+
N. communis Rabenh.	1	1	1	0	1	0	1	0	И	Б	табл. II, *2*	
N. communis var. *abbreviata* Grun.	1	0	0	0	0	0	0	1	И	Б	табл. II, *3*	+
N. communis var. *minuta* Bleisch.	1	1	0	0	0	0	0	1	И	Б	табл. II, *1*	+
N. sigmoidea (Ehr.) W. Sm.	1	1	0	1	0	1	0	0	И	П		
N. vermicularis (Kutz.) Grun.	1	0	1	1	0	0	0	0	И	П		
N. sigma (Kutz.) W. Sm.	1	0	0	1	0	0	0	0	И	П		
N. acicularis W. Sm.	2	1	1	2	1	1	1	1	И	П	табл. III, *6*	
N. seriata Cl.	0	0	0	0	0	0	0	1	И	Б	табл. IV, *4*	+

Примечание. Водохранилища: И — Иваньковское, У — Угличское, Р — Рыбинское, Г — Горьковское, К — Куйбышевское, С — Саратовское, В — Волгоградское, НВ — Нижняя Волга. Обилие: 0 — вид не найден, 1 — единично, 2 — редко, 3 — нередко. Галобность: ОГ — олигогалоб, МГ — мезогалоб, И — индифферент, ГЛ — галлофил. Местообитание: Б — бентосный, Л — литоральный, П — планктонный, ЭП — эпифитобионт.

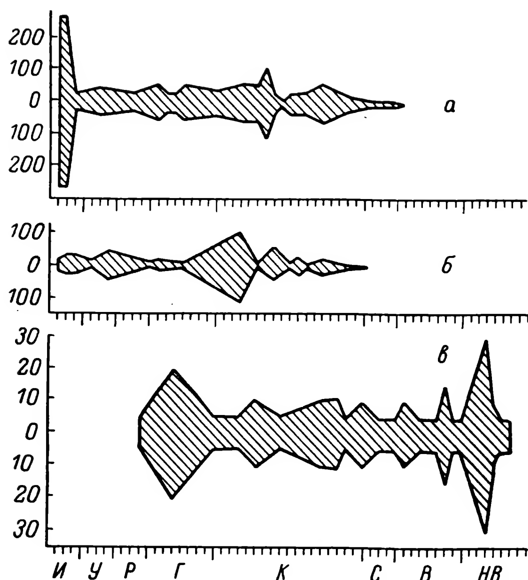


Рис. 1. Распределение и численность *Nitzschia acicularis* в Волжских водохранилищах.

а — июнь, б — июль, в — август; *по оси абсцисс* — отрезки, соответствующие протяженности обозначенных ими водохранилищ; *слева направо*: И — Иваньковское, У — Угличское, Р — Рыбинское, Г — Горьковское, К — Куйбышевское, С — Саратовское, В — Волгоградское, НВ — Нижняя Волга; *по оси ординат* — численность клеток водорослей (в тысячах клеток на литр).

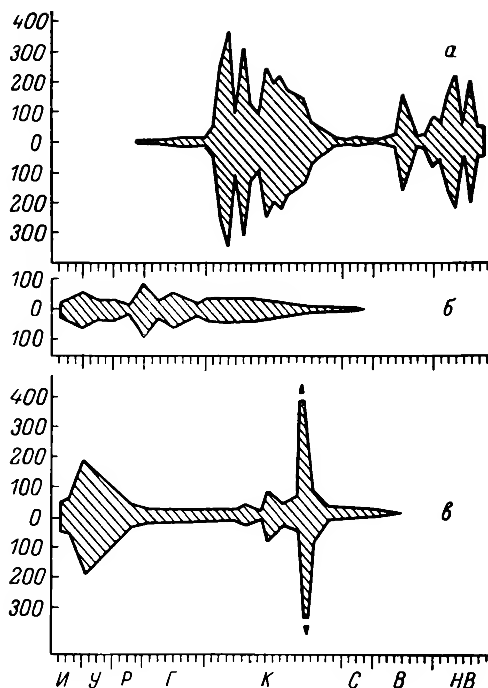


Рис. 2. Распределение и численность *Nitzschia palea* в Волжских водохранилищах.

Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

нилище достигала 800, а *N. palea* — 500 000 клеток в литре воды. Остальные виды встречаются спорадически и, очевидно, не играют существенной роли в составе фитопланктона. Их местообитания и распределение по водохранилищам представлены в таблице, которая включает также сведения об экологии видов.

Сопоставление видового состава в водохранилищах показало, что наиболее богато и разнообразно представлены виды *Nitzschia* в Иваньковском водохранилище, где найдено 28 видов и разновидностей, а также в низовье Волги (20 видов). Довольно беден видовой состав *Nitzschia* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах (по 13 видов). В речных участках каскада встречаются, как правило, те же виды, что и в вышележащих водохранилищах, однако озерные формы *Nitzschia* представлены здесь в меньшем обилии. Вызывают интерес находки в Нижней Волге водорослей, ранее отмечавшихся лишь в солоноватоводных водоемах: *N. constricta* f. *parva*, *N. liebetruthii*, *N. aguaea*. Поэтому можно предположить, что данные виды принадлежат к категории индифферентов.

ЛИТЕРАТУРА

Бирюзова В. И., В. Л. Боровягин. (1963). Электронномикроскопические методы исследования биологических объектов. — Болохонцев Е. Н. (1902). Материалы для изучения фитопланктона Волги по наблюдениям с 15 июля по 4 сентября 1901 г. Работы Волжск. биол. станции, I, 2. — Болохонцев Е. Н. (1903). Наблюдения над фитопланктоном Волги за лето 1902 г. — Гусева К. А. (1956). Фитопланктон Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», 2. — Есырева В. И. (1945). Флора водорослей р. Волги от г. Рыбинска до г. Горького. Уч. зап. МГУ, 82. — Климова А. К. (1964). Фитопланктон Волгоградского водохранилища в первые годы после зарегулирования стока. Науч. докл. высшей школы, Биол. науки, 1. — Кузьмин Г. В., В. А. Елизарова. (1967). Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов. — Михайлов В. И. (1975). Морфологическая изменчивость двух видов рода *Nitzschia* Hass.,

обрастающих колонии планктонных синезеленых водорослей. Бот. ж., 60, 3. — Неизвестнова-Жадина Е. С. (1941). Планктон Иваньковского водохранилища. Тр. Зоол. инст. АН СССР, VII, 1. — Эльдарова-Сергеева М. Х. (1913). Фитопланктон дельты реки Волги за 1909 год. Тр. Астрахан. ихтиол. лабор., II, 7. — Utermöhl H. (1958). Zur Vervolkommnung der guantitativen Phytoplankton—Methodik. Intern. Verein. Limnol. Mittel. Commit., 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 VII 1975.

УДК 577.95:581.45:665.347.4

Т. К. Кашина

ОНТОГЕНЕЗ ЛИСТА *PERILLA OCYMOIDES* L. (*LABIATAE*)

T. K. KASHINA. ONTOGENESIS OF LEAF IN *PERILLA OCYMOIDES* L. (*LABIATAE*)

Несмотря на то что перилла масличная издавна возделывается как техническая культура и является излюбленным объектом физиологов растений, в литературе до сих пор нет сведений об онтогенезе ее листа. При изучении реакции периллы на острое гамма-облучение (Кашина, Савин, 1970; Савин, Кашина, 1974; Кашина, 1974) были получены сведения об анатомическом строении листьев разных ярусов в норме. Как известно, поярусные изменения листьев у растений, не закончивших рост, в основном повторяют их онтогенетические изменения. Поэтому в настоящей статье делается попытка на основе опубликованных данных, сведенных воедино и дополненных, дать представление об онтогенезе листа периллы.

Периллу масличную (*Perilla ocymoides* L.) сорта Новинка выращивали в камерах с лампами ДРЛ при непрерывном освещении. В начале опыта у растений в возрасте двух месяцев высотой около 15 см было 12—13 пар листьев, из которых листья первых четырех ярусов уже закончили рост, листья 8-го яруса только что перешли в стадию развертывания, а листья 9—13-го ярусов еще находились в почке. Длину и ширину листьев 4-го, 6-го и 8-го ярусов измеряли в начале опыта, а также спустя 10 и 30 дней. Площадь листьев высчитывали, умножая произведение длины и ширины листа на коэффициент 0.67, найденный эмпирически (Шутов, 1966). Верхушки побегов и вырезки из оснований листьев фиксировали по Карнуа и Навашину. Зафиксированный материал обрабатывали по методике, общепринятой при приготовлении постоянных препаратов: обезвоживали в серии спиртов, заключали в парафин, резали на микротоме (Прозина, 1960). Срезы почек делали продольные и поперечные, толщиной 10, срезы листьев в основном поперечные, толщиной 15—20 мкм. Препараты окрашивали генциановым фиолетовым по Ньютону. Кроме постоянных препаратов, были изготовлены временные (в глицерине, без окраски) для изучения строения верхней и нижней эпидермы этих же листьев. С полученных препаратов были сделаны анатомические рисунки с помощью рисовального аппарата РА-4. Измерение толщины листовых пластинок проводилось с помощью винтового окуляр-микрометра МОВ-15. Результаты всех измерений обрабатывали статистически по методу условного среднего (Рокицкий, 1964; Плохинский, 1970, и др.).

Лист периллы масличной возникает как боковой вырост конуса нарастания побега. В конусе нарастания побега периллы, как и у большинства других покрытосеменных, можно выделить три зоны: дистальную инициальную, периферическую и внутреннюю. Конус нарастания периллы перед заложением листовых зачатков холмовидный, высотой 5—7 клеток, в диаметре 16—20 клеток, а сразу после заложения листовых зачатков — плоский, высотой в 1 клетку, диаметром 12—15 клеток. Появлению супро-

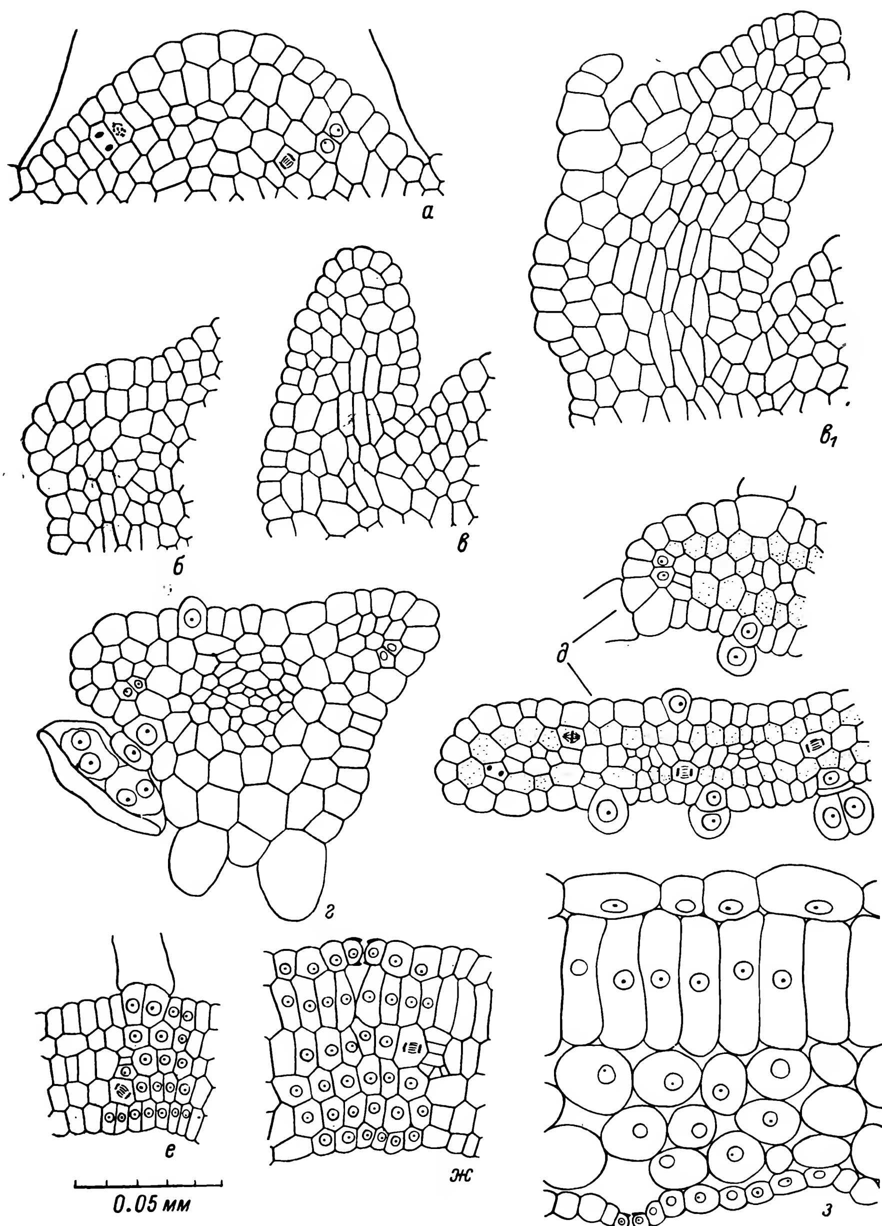


Рис. 1. Заложение и развитие листа *Perilla ocymoides* L. (продольные и поперечные срезы).

а — конус нарастания, видны периклинальные деления в субапикальном слое; *б* — листовой бугорок; *в*, *в₁* — ось молодого листового зачатка с прокамбием в ее медианной части; *г* — появление двух валиков маргинальной меристемы сбоку от оси; *д* — маргинальный рост пластинки листа (точками отмечены клетки, возникающие в результате антиклинальных делений субкраевых инициалей); *е* — строение пластинки листа во время его развертывания, *ж* — появление четвертого слоя мезофилла и начало дифференциации на столбчатую и губчатую ткани (у листьев площадью 8.2 и 20.4 см^2); *з* — строение пластинки вполне сформированного листа (площадью 91.3 см^2).

тивных листовых зачатков предшествуют несколько периклинальных делений, локализованных во втором слое периферической зоны симметрично с обеих сторон апекса (рис. 1, *а*), и вытягивание за счет антиклинальных делений наружного слоя этой зоны. Возникающий в результате этих делений листовой бугорок (рис. 1, *б*) становится центром апикального направления роста, который приводит к появлению оси молодого листа, дающей начало черешку и средней жилке (рис. 1, *в*). По мере развития средней жилки листа в ее медианной части дифференцируется прокамбий (рис. 1, *в*, *г*). По мнению Пристли и Скотта (Priestly, Scott, 1933, цит. по:

Foster, 1936), именно благодаря прокамбиальным клеткам листовой зачаток начинает расти значительно быстрее, чем апекс. Апикальный рост зачатка периллы является непродолжительным. Как видно из рис. 1, $в_1$, у зачатка размером около 0.1 мм уже есть волоски, появление которых, по представлениям В. А. Дейнеги (1902) и И. Г. Серебрякова (1952), является одним из показателей прекращения апикального роста.

По мере удлинения оси листа по краям ее образуются два валика меристематических клеток — маргинальная меристема (рис. 1, *г*). Благодаря активности маргинальной меристемы присходит формирование пластинки листа. Клетки наружного слоя этой меристемы — краевые инициали — делятся только антиклинально, давая начало протодерме листовых зачатков. Клетки внутреннего слоя маргинальной меристемы — субкраевые инициали — делятся то антиклинально, образуя верхний и нижний слои мезофилла, то периклинально, что приводит к образованию среднего слоя его (рис. 1, *д*). Таким образом, в результате маргинального роста ко времени развертывания листового зачатка (около 10 мм длиной и 3 мм шириной) пластинка его состоит из трех слоев мезофилла, верхней и нижней протодермы (рис. 1, *е*). Маргинальный рост пластинки заканчивается до выхода листа из почки. Этот вывод следует из косвенных данных: появления радиоморфозов — следствий нарушения маргинального роста — после облучения зачатков, находившихся в почке, и отсутствия их после облучения зачатков, перешедших в стадию развертывания (Савин, Кашина, 1974).

Уже на ранних этапах онтогенеза листа периллы — во время апикального и маргинального роста его — в результате разрастания клеток, несколько выступающих над остальной поверхностью протодермы, появляются трихомы — простые и железистые волоски (рис. 1). Как показал

ТАБЛИЦА 1

Площадь листа *Perilla ocymoides* L. (в см²)

Ярус	Исходная		Конечная	
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$
			На 10-й день	
8	45	0.1	10	8.2±2.39
6	45	20.4±0.98	10	67.1±5.71
4	45	74.6±2.28	10	81.6±5.46
			На 30-й день	
8	45	0.1	11	83.8±2.63 *
6	45	17.4±1.00	11	87.2±3.97
4	45	91.3±1.58	11	91.4±3.90 **

* Лист достиг своего конечного размера за неделю до окончания опыта.
** Лист начал желтеть.

ТАБЛИЦА 2

Толщина листа *Perilla ocymoides* L. (в микронах)

Ярус	Исходная		Конечная	
	n *	$M \pm m$	n	$M \pm m$
			На 30-й день	
8	60	46.5±0.57	60	130.5±2.13
6	60	63.7±0.95	50	142.0±2.61
4	50	151.6±1.36	49	149.7±2.54

* Производилось в среднем по 10 измерений на одном препарате.

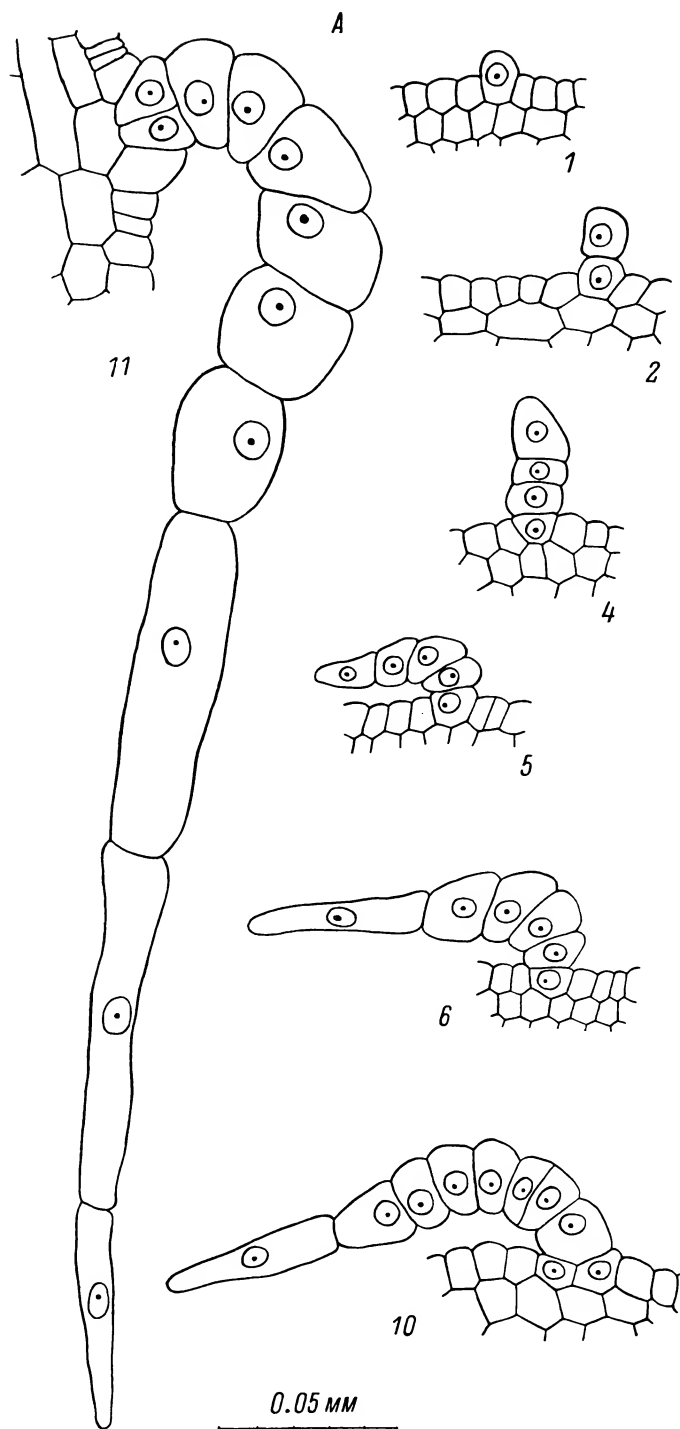


Рис. 2. Развитие простых (*А*) и железистых (*Б*) волосков *Perilla ocymoides* L., каким оно представляется на поперечном срезе и при наблюдении с поверхности.

Стадии развития: *1*, *1а* — одноклеточная; *2* — 2-клеточная; *3*, *3а* — 3-клеточная; *4*, *4а* — 4-клеточная; *5* — 5-клеточная; *6* — 6-клеточная; *8* — 8-клеточная; *9* — 9-клеточная; *10* — 10-клеточная; *11* — 11-клеточная.

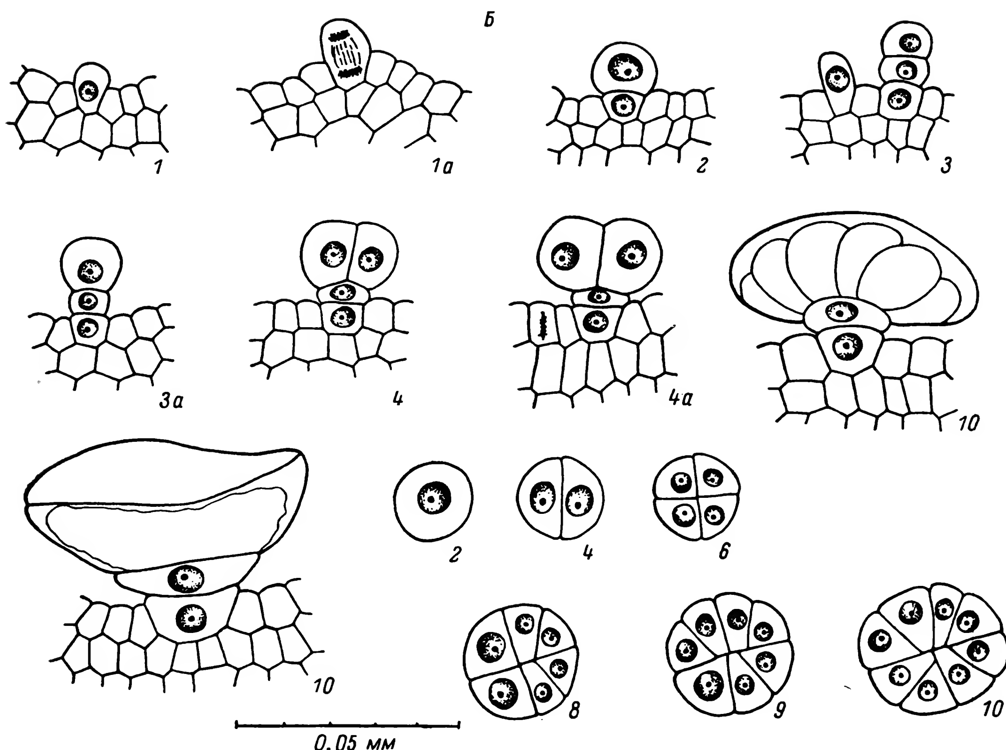


Рис. 2 (*продолжение*).

Е. А. Мирославов (1965), волоски по сравнению с подстилающими их тканями имеют повышенное осмотическое давление и функционируют как образования, насасывающие и испаряющие воду в период эмбрионального роста органа, когда транспирация его сильно затруднена кроющими листьями, слабым развитием межклетников и отсутствием устьиц. Развитие простых и железистых волосков периллы представлено на рис. 2. Протопласт клеток простых волосков периллы сильно вакуолизируется, а железистых — наполняется эфирными маслами, которые и определяют специфический запах этого растения.

Несколько позднее, чем трихомы, но также до развертывания листового зачатка на верхушке его появляются первые устьица, в то время как на остальной части пластинки их еще нет (рис. 3, *Б*).

Главная жилка листового зачатка (рис. 4, *е*) в это время уже довольно сильно развита, что говорит о плевропластном, по классификации Прантля, развитии листа (цит. по: Серебряков, 1952), т. е. о первичности средней жилки и вторичности листовой пластинки. Проводящий пучок главной жилки на этой стадии развития представлен элементами первичной флоэмы, которая занимает абаксиальное положение, и первичной ксилемы, находящейся в адаксиальном положении. Пучок окружен многослойной основной паренхимой, в эпидерме листа по ходу главной жилки много простых и железистых волосков.

После развертывания листа происходит интенсивный рост его поверхности и толщины (табл. 1 и 2).

Форма листа становится широкояйцевидной, что связано, по-видимому, с локализацией делений в его основании. В результате периклинального деления нижнего слоя инициалей мезофилла (см. схему) образуется еще один, четвертый слой мезофилла (рис. 1, *ж*) и, таким образом, устанавливается характерное для периллы число слоев листовой пластинки. Дальнейшее увеличение числа слоев наблюдается лишь в районах формирования жилок листа (рис. 4, *з*). Одновременно с образованием четвертого слоя мезофилла начинается дифференциация последнего на столбчатую

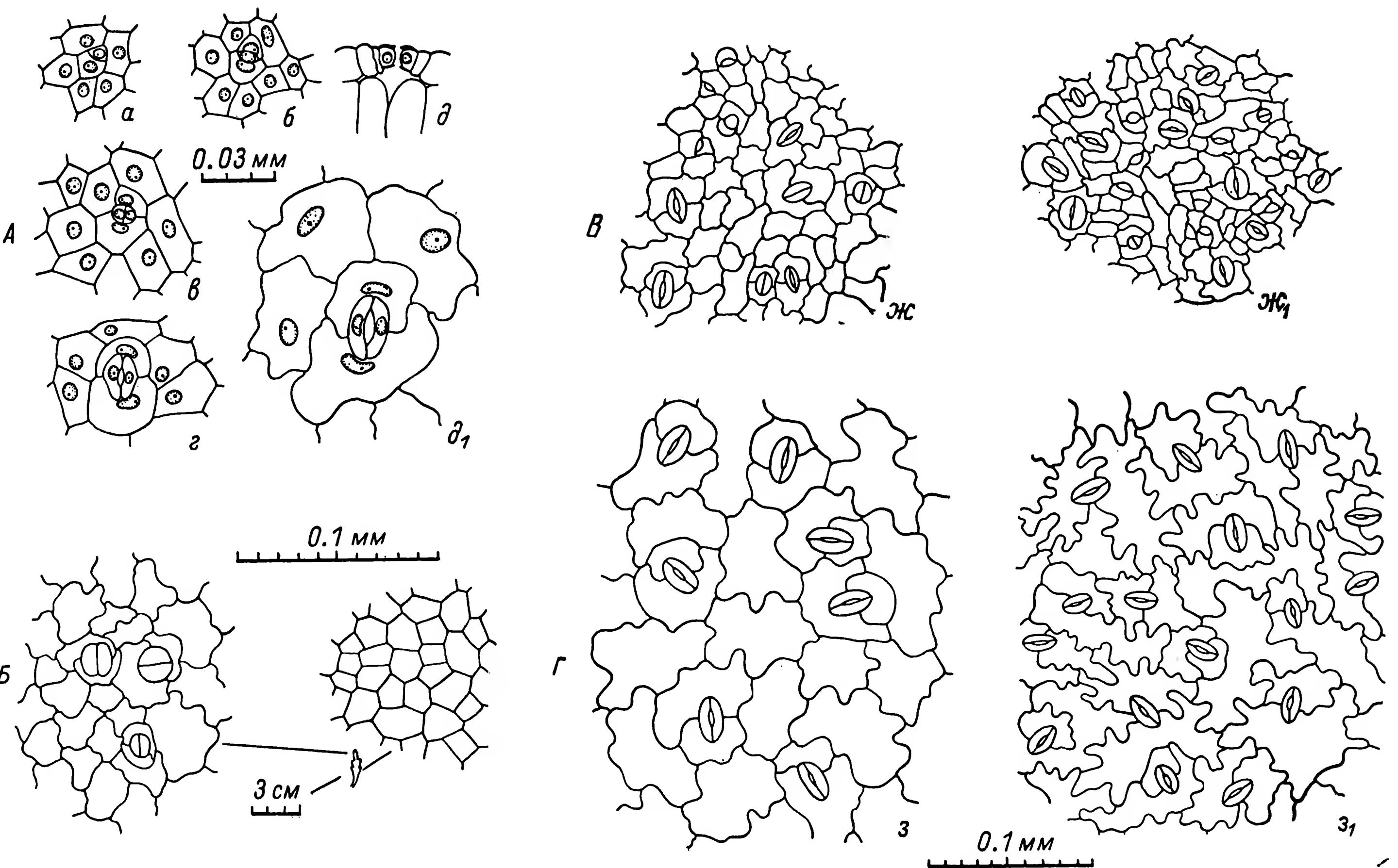
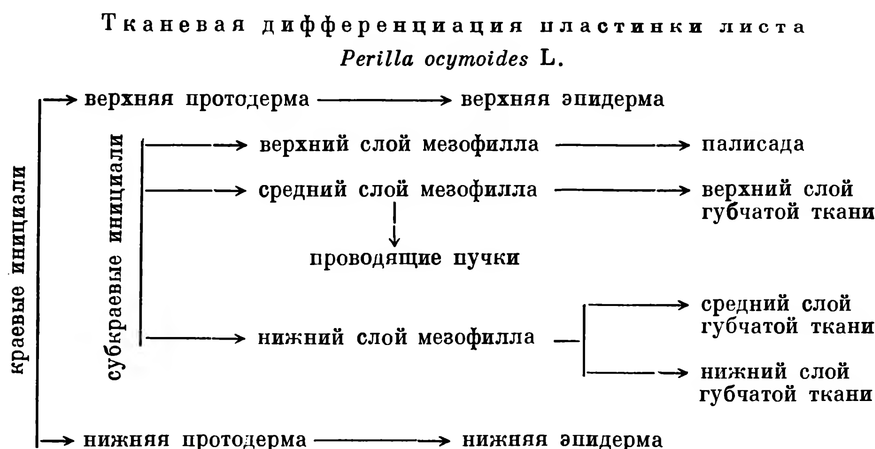


Рис. 3. Развитие протодермы листа *Perilla ocymoides* L.

А — развитие устьица (при наблюдении с поверхности и на поперечном срезе): *а* — образование в результате асимметричного деления одной из клеток протодермы густоплазменной клетки — предшественницы материнской клетки устьица и первой околоустьичной клетки; *б* — образование материнской клетки замыкающих клеток устьица и второй околоустьичной клетки; *в* — образование замыкающих клеток устьица; *г* — увеличение размеров замыкающих и околоустьичных клеток; *д*, $д_1$ — полностью сформированное устьице; *Б* — асинхронность развития протодермы верхушки и остальной части пластинки листового зачатка длиной 10 и шириной 3 мм, только что перешедшего к стадии развертывания; *В* — строение верхней (*ж*) и нижней ($ж_1$) эпидермы листа площадью 20.4 см²; *Г* — строение верхней (*з*) и нижней ($з_1$) эпидермы вполне сформированного листа площадью 83.8 см².

и губчатую ткани, т. е. намечается переход от изолатеральной структуры к дорзивентральной. Так завершается тканевая дифференциация пластинки листа периллы, схематическое изображение которой представлено ниже.

Тканевая дифференциация пластинки листа *Perilla ocymoides* L.



Относительное постоянство числа слоев клеток молодой пластинки листа является результатом активности пластинчатой меристемы, состоящей из параллельных рядов клеток, делящихся в основном антиклинально, т. е. перпендикулярно поверхности листа (Эсау, 1969). О времени прекращения делений в пластинчатой меристеме листа периллы на основе имеющихся данных точно сказать нельзя. Несомненно, однако, что у листьев площадью 17—20 см^2 деления еще идут, так как только подавлением их можно объяснить тот факт, что площадь этих листьев через месяц после облучения была на $^1/_3$ меньше, чем у контрольных (Савин, Кашина, 1974).

Дифференциация мезофилла у периллы (рис. 1, *ж*) сопровождается массовым появлением устьиц (рис. 3, *В*). Устьица образуются путем деления клеток протодермы, отличающихся от окружающих своей густой цитоплазмой. Появление таких клеток, по мнению Эсау (1969), связано с поляризацией цитоплазмы и асимметричным делением клеток поперек оси поляризации. В результате такого деления образуется густоплазменная клетка — предшественница материнской клетки устьица и менее специализированная околоустьичная клетка (рис. 3, *а*). Деление клетки — предшественницы материнской клетки устьица — приводит к появлению материнской клетки замыкающих клеток устьица и второй околоустьичной клетки (рис. 3, *б*). Последующее деление материнской клетки замыкающих клеток устьица завершает процесс заложения устьица (рис. 3, *в*). Замыкающие клетки устьица постепенно увеличиваются в размерах и принимают характерную для них серповидную форму с устьичной щелью между ними (рис. 3, *г*, $д_1$). Такой тип развития устьиц называется диацитным, или перекрестноклетным, потому что две околоустьичные клетки окружают устьице так, что смежные стенки их располагаются перпендикулярно длинной оси устьица (Эсау, 1969). Иногда у периллы бывает не две, а большее количество околоустьичных клеток (рис. 3, *е*). В связи с тем, что устьица возникают не все сразу, часто можно видеть рядом все стадии дифференциации их (рис. 3, *В*). Одновременно с заложением устьиц антиклинальные стенки эпидермальных клеток становятся извилистыми.

Через 20—25 дней после развертывания лист периллы достигает своего конечного размера и приобретает явно выраженный дорзивентральный характер (рис. 1, *з*). Мезофилл такого листа по-прежнему состоит из четырех слоев клеток, теперь уже сильно увеличенных в объеме. Клетки палисады в нем вытянуты перпендикулярно поверхности и довольно плотно примыкают друг к другу, а клетки губчатой ткани разъединены многочисленными крупными межклетниками. По мнению В. К. Василевской (1954), переход от изолатеральной структуры листа к дорзивентральной и развитие межклетников происходят у разных видов растений в разное

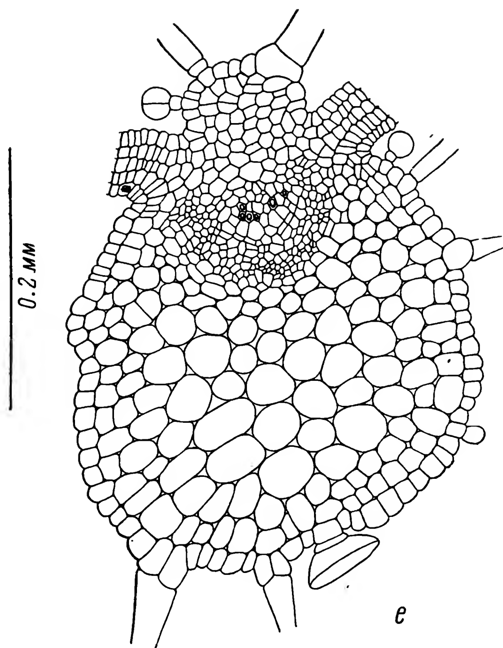


Рис. 4. Поперечные срезы главной жилки листового зачатка *Perilla ocymoides* L. около 10 мм длиной и 3 мм шириной, только что перешедшего к стадии развертывания (*е*), и вполне сформированного листа площадью 83.8 см^2 (*з*).

кс — ксилема, *фл* — флоэма, *пр* — паренхима, *кл* — колленхима, *кмб* — камбий, *тр* — трихомы, *эп* — эпидерма.

время, но основаны на общем принципе. Верхний слой (или слои) клеток ведут себя иначе, чем нижние: они активнее и дольше делятся и растягиваются главным образом перпендикулярно поверхности, тогда как нижние слои сначала растягиваются параллельно поверхности под влиянием разрастания верхних слоев, а потом разъединяются межклетниками, превращаясь в губчатую ткань.

Главная жилка вполне сформированного листа периллы (рис. 4, *з*) увеличивается с момента выхода листового зачатка из почки примерно в 25 раз (в поперечном сечении). В коллатеральном проводящем пучке ее хорошо выражен камбий, имеется большое количество трахеальных элементов, расположенных в виде лучей, между которыми находятся клетки ксилемной паренхимы; хорошо развитая флоэма представлена ситовидными трубками с клетками-спутниками и флоэмной паренхимой. Под верхней и нижней эпидермой листа по ходу главной жилки располагается несколько рядов пластинчатой колленхимы, в эпидерме — множество волосков.

Таким образом, для периллы характерно длительное формирование структуры листа, что вообще типично для мезофитов (Василевская, 1950). После прекращения роста лист периллы продолжает жить еще в течение 1—1.5 месяцев.

Таков в общих чертах онтогенез листа периллы масличной.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. (1950). Изучение онтогенеза, как один из методов экологической анатомии. Проблемы ботаники, 1. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Дейнега В. А. (1902). Материалы по истории развития листа и заложению в нем сосудистых пучков. — Кашина Т. К. (1974). Действие острого гамма-облучения на апикальную меристему вегетативного побега *Perilla ocymoides* L. Бот. ж., 59, 4. — Кашина Т. К., В. Н. Савин. (1970). Действие острого гамма-облучения на формирование внутренней структуры листа *Perilla ocymoides* L. Бот. ж., 55, 4. — Мирославов Е. А. (1965). О структурных механизмах регулирования водного режима у ксерофитов. Пробл. совр. бот., 2. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Рокицкий П. Ф. (1964). Биологическая статистика. — Савин В. Н., Т. К. Кашина. (1974). Действие однократного гамма-облучения целого растения на листья разных ярусов. Бот. ж., 59, 3. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Шутов А. А. (1966). Изучение влияния гамма-лучей Co^{60} на рост и изменение ростовых взаимосвязей у некоторых сельскохозяйственных растений. Канд. дисс. Агрофиз. инст., Л. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Avery G. S. Jr. (1933). Structure and development of the tobacco leaf. Amer. J. Bot., 20. — Foster A. S. (1936). Leaf differentiation in angiosperms. Bot. Rev., 2, 7.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 29 VIII 1975.

УДК 632.51 (571.66)

Т. Н. Ульянова

СОРНО-ПОЛЕВАЯ ФЛОРА КАМЧАТСКОЙ ОБЛАСТИ

T. N. ULJANOVA. FIELD-WEED FLORA OF KAMCHATKA REGION

Изучение сорно-полевой флоры сельскохозяйственных культур Камчатской области показало, что она значительно изменилась со времени проведения исследований В. Л. Комарова (1908—1909 гг.). Произошло увеличение ее видового состава как за счет заноса новых видов, так и в результате переселения на поля сегетальных сорняков, ранее существовавших на рудеральных местообитаниях.

В 1973 г. мы обследовали засоренность посевов сельскохозяйственных культур Камчатской области.

Климат Камчатской области из-за горных хребтов, вытянутых в меридиональном направлении, неоднороден. Восточное и западное побережья

имеют характерные черты морского климата с прохладным и пасмурным летом. Центральная часть Камчатского полуострова, закрытая хребтами, отличается более теплым летом и более холодной зимой. Здесь самый теплый месяц август, со средней температурой воздуха 15—16° (на побережьях это июль со средней температурой 12—13°). Продолжительность безморозного периода в центральной части Камчатки около 70 дней, на побережьях — около 100 и более дней. Заморозки на почве в центральной части в некоторые годы наблюдаются в течение всего лета. Сумма средних суточных температур, превышающих 10°, только в центральной части Камчатки несколько больше 1000°.

Камчатская область относится к зоне достаточного увлажнения. Здесь выпадает достаточное, а иногда избыточное количество осадков в теплый период года; некоторый недостаток их характерен для весны. Влажность воздуха обычно высокая, особенно на побережьях.

Почвообразующими породами являются рыхлые вулканические наносы. Развивающиеся на них почвы в большинстве случаев легкого механического состава (пески, супеси, суглинки); явно влияние современного вулканизма.

Первые русские поселения появились на Камчатке в XVII в., первые упоминания о сельском хозяйстве В. Беринга относятся к 1725—1730 гг. (Берг, 1946). С. П. Крашенинников (1755) уже упоминает о посевах овса и ячменя на Камчатке. В 1743 г. сюда прибыли русские переселенцы с берегов р. Лены и привезли с собой сельскохозяйственный инвентарь, скот, семена (Сафронов, 1954). В 1772 г. на Камчатку впервые завезли картофель. Один из первых исследователей Камчатки П. С. Паллас (1783) по этому поводу писал: «для пищи, из царства растений получаемой, остается камчатским обитателям великую надежду подающий посев земляных яблок (картофелей), и щастие великое для Камчатки, что сие полезное растение, наконец, туда щастливо перенесено и посев оного введен в обыкновение, с таким при том желаемом успехом, что в 1782 г. при Большерецком остроге получено из 50 земляных яблок 1600, а при В-Камчатском остроге из 12 — 300, и некоторые из оных имели величину гусиного яйца».

В 1845 г. Вольно-экономическое общество выписало из Германии несколько фунтов клубней картофеля, посадка которых была произведена в 15 селениях Камчатки. В целом в 1845 г. с имевшихся 648 огородов было собрано 18 тысяч пудов картофеля (Прозоров, 1902). Но, несмотря на увеличение площадей под картофелем, до Великой Октябрьской революции общая площадь под ним составляла на Камчатке всего 65 га.

Посевы капусты, редьки, моркови и огурцов известны на Камчатке еще в 1777 г. в Верхне-Камчатском остроге.

В настоящее время сельское хозяйство в Камчатской области развито широко, 57% его объема составляет животноводство и 43% — растениеводство. Площадь пахотных земель в 1973 г. равнялась 32 тысячам га; имеется 20 совхозов овоще-молочного направления, расположенных в южной и центральной частях Камчатской области.

Ведущими сельскохозяйственными культурами являются картофель, овощи (капуста, морковь, лук-батун), кормовые однолетние (овес, горох) и многолетние (тимофеевка, клевер) травы, а также корнеплоды (турнепс).

История возникновения и развития растениеводства в Камчатской области позволяет предположить, что первые сегетальные сорные растения появились там так же давно, как и сельскохозяйственные культуры, т. е. около 250 лет назад, и что формирование сорно-полевой флоры происходило на протяжении всего этого периода, продолжаясь и сейчас.

Отсутствие семеноводства на Камчатке заставляет и в настоящее время постоянно ввозить семена кормовых и овощных культур не только из разных областей СССР, но даже из-за границы, например из Польши. В связи с этим сюда до сих пор завозятся семена сорных растений.

Специальные исследования, посвященные видовому составу сорных растений Камчатской области, отсутствуют. До настоящего времени един-

ственной работой, в которой упоминается о видовом составе сорных растений Камчатки, являлось «Путешествие по Камчатке» В. Л. Комарова (1950). Это путешествие он осуществил в 1908—1909 гг. В его работе имеется небольшая глава «Сорняки и синантропы Камчатки». В этой главе приводится всего 32 вида сорных растений, 30 из них отмечены на рудеральных местообитаниях и 2 вида (*Sinapis arvensis* и *Senecio vulgaris*) как полевые сорняки. Среди наиболее широко распространенных на рудеральных местообитаниях в районе населенных пунктов указаны *Polygonum aviculare*, *Poa annua*, *Matricaria matricarioides*, *Stellaria media*, *Chenopodium album*, *Galeopsis bifida*, *Plantago major*, *Capsella bursa-pastoris*, *Artemisia vulgaris*, *Trifolium repens*. В числе заносных растений, не являющихся постоянными сорняками, названы *Polygonum convolvulus*, *P. nodosum*, *Matricaria inodora*, *Achillea millefolium*, *Spergularia campestris*, *Axyris amaranthoides*, *Arabis pendula*.



Маршрут экспедиции Всесоюзного института растениеводства в 1973 г.

В настоящее время имеются серьезные работы, посвященные борьбе с сорняками и биологии сорных растений Камчатской области (Федорченко, 1966, 1971, 1972), где приводятся некоторые данные по видовому составу, однако без характеристики встречаемости и обилия видов.

Как во времена экспедиции В. Л. Комарова, так и сейчас основные производственные посадки и посевы сельскохозяйственных культур сосредоточены в долинах рек Камчатки, Авачи и Быстрой в Елизовском и Мильковском районах.

Наши маршрутно-рекогносцировочные геоботанические исследования проведены в указанных районах (см. рисунок). Основное внимание при этом уделялось изучению видового состава растений, их встречаемости и обилию. Последнее определялось глазомерно по пятибалльной системе А. А. Хребтова (1926): 1 — сорные растения встречаются единично; 2 — изредка; 3 — часто; 4 — сорняки обильны, но в меньшем количестве, чем культурные растения; 5 — засорение очень обильное, культурные растения сильно угнетены массой сорняков. Одновременно отмечались высота и фенофазы растений. Всего сделано 102 геоботанических описания на полях 10 совхозов области.

Анализ описаний показал, что по сравнению с другими районами Дальнего Востока (Приморский и Хабаровский края, Амурская область) сорная флора Камчатской области довольно бедна. Если в указанных районах отмечено более 250 видов сегетальных и рудеральных сорных растений, из которых около 100 более или менее широко распространены на полях, то в Камчатской области общее число видов сорных растений, по нашим наблюдениям, составляет 70—75, из них сегетальных сорняков около 40 видов.

В посадках картофеля нами обнаружено около 40 видов сорных растений, однако наивысшая встречаемость [1] (от 75 до 100%) при преобладающей оценке обилия 5—3 балла отмечена лишь у 5 видов: *Stellaria media*,

[1] Встречаемость — число полей (в %), на которых обнаружен данный вид.

Spergula arvensis, *Galeopsis bifida*, *Chenopodium album* и *Polygonum lapathifolium*.[2]

Большая встречаемость в посадках картофеля (от 50 до 74%) при преобладающем обилии 3—2 балла отмечена у 5 видов: *Brassica campestris*, *Agropyron repens*, *Polygonum convolvulus*, *P. aviculare*, *Silene vulgaris*.

Значительная встречаемость (от 29 до 49%) при небольшом обилии (преобладают баллы 2—1) отмечена у 5 видов: *Plantago major*, *Sonchus arvensis*, *Raphanus raphanistrum*, *Equisetum arvense*, *Rumex kamtschadalus*.

В посевах овса с горохом отмечено также около 40 видов растений, но наивысшей встречаемостью (от 75 до 100%) при преобладании оценки обилия 5—3 баллов характеризуются всего два вида: *Spergula arvensis* и *Galeopsis bifida*. Большая встречаемость (от 50 до 74%) при обилии 3—1 балл отмечена у 7 видов: *Stellaria media*, *Polygonum lapathifolium*, *P. aviculare*, *Rumex acetosella*, *Fagopyrum tataricum*, *Plantago major*, *Silene vulgaris*; значительная встречаемость (от 25 до 49%) при обилии 2—1 балл отмечена у 7 видов: *Brassica campestris*, *Raphanus raphanistrum*, *Rumex kamtschadalus*, *Chenopodium album*, *Polygonum convolvulus*, *Rumex acetosa*, *Fagopyrum esculentum* (см. таблицу).

Наибольшее засорение по количеству видов имеют 6—7-летние посевы тимофеевки с клевером. На таких полях в местах, где культуры изрежены, поселяются многие сегетальные сорняки пропашных культур, нетипичные для посевов тимофеевки. В целом в посевах тимофеевки с клевером обнаружены почти все сорные растения Камчатской области (в количестве 58 видов). Наиболее широко распространены 19 видов. Из них типичными для густых травостоев тимофеевки с клевером являются виды, отличающиеся по биологии и экологии от сорняков пропашных культур и однолетних трав. Это в основном многолетние компоненты естественных лугов, такие как *Rumex kamtschadalus*, *Chamaenerion angustifolium*, *Ranunculus repens*, *Geranium erianthum*, *Trifolium repens*, *Agropyron repens*, *Rumex acetosella* и др.

Многие однолетние виды, засоряющие посадки картофеля и посевы овса с горохом — *Stellaria media*, *Spergula arvensis*, *Chenopodium album*, *Po-*

Основные засорители сельскохозяйственных культур Камчатской области (1973 г.)

Вид	Картофель						Овес с горохом					
	встречаемость, %	количество полей (%) с обилием					встречаемость, %	количество полей (%) с обилием				
		балл						балл				
		5	4	3	2	1		5	4	3	2	1
Stellaria media	100	11	10	34	45	—	66	4	8	25	21	8
Spergula arvensis	94	10	26	38	14	6	100	29	38	25	4	4
Galeopsis bifida	91	5	10	46	24	6	88	—	—	46	29	13
Chenopodium album	82	—	7	34	34	7	33	—	—	8	21	4
Polygonum lapathifolium	75	17	17	34	7	—	63	—	4	25	21	13
Brassica campestris	72	2	2	22	29	17	41	—	8	8	4	21
Agropyron repens	65	—	—	17	36	12	16	—	8	4	4	—
Polygonum convolvulus	65	—	2	7	41	15	25	—	—	—	25	—
P. aviculare	60	—	—	5	38	17	63	—	—	—	34	29
Silene vulgaris	50	—	2	12	22	14	50	—	—	4	29	17
Plantago major	50	—	—	—	24	26	59	—	—	—	25	34
Sonchus arvensis	48	—	5	12	26	5	12	—	—	4	4	4
Raphanus raphanistrum	34	—	—	2	17	15	38	—	—	—	13	25
Equisetum arvense	34	—	—	15	19	—	21	—	—	13	8	—
Rumex kamtschadalus	29	—	—	7	5	17	38	—	8	4	13	13
R. acetosella	22	—	—	5	7	10	59	—	—	25	25	9
R. acetosa	17	—	2	—	8	7	25	—	—	—	8	17
Fagopyrum tataricum	7	—	—	—	2	5	50	—	—	—	21	29
F. esculentum	—	—	—	—	—	—	29	—	—	—	13	16

[2] Названия видов приводятся по «Флоре СССР» с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР“» (тт. I—XXX) С. К. Черепанова (1973 г.).

lygonum aviculare, *Galeopsis bifida*, *Rorippa islandica*, отмеченные в большинстве посевов тимофеевки с клевером, произрастают лишь в изреженных местах, не изменяя своей природе сегетального сорняка пропашных культур.

Интересно, что *Polygonum aviculare* и *Plantago major*, являющиеся в ранее обследованных Приморском и Хабаровском краях, а также Амурской области рудеральными сорняками, в Камчатской области ведут себя как типичные сегетальные сорняки.

Особую большую группу составляют сорняки-останцы из местной дикорастущей флоры. В настоящее время на Камчатке под посевы сельскохозяйственных культур постоянно осваиваются новые территории. И вот на них-то в первые годы освоения (обычно до трех лет) сохраняются многие виды растений, такие как *Chamaenerion angustifolium*, *Heracleum dulce*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Senecio cannabifolius*, *Rubus arcticus* и др.

Многие поля во время цветения *Chamaenerion angustifolium* имеют малиновый цвет, по которому можно определить время их освоения и степень окультуривания.

Наиболее широко распространенными в Камчатской области, отмеченными в большинстве полей в значительном количестве, являются 19 видов сорных растений (см. таблицу, где они расположены по степени убывания обилия).

Чтобы выяснить, какие изменения произошли в составе сорной флоры Камчатки со времен ее сельскохозяйственного освоения, мы вновь должны обратиться к данным В. Л. Комарова, относящимся к 1908—1909 гг.

Если исходить из того, что до появления русских на Камчатке (1697 г.) местное население занималось лишь охотой и рыболовством и не имело посевов и что первое упоминание о развитии сельского хозяйства на Камчатке относится к 1725 г., то можно сделать следующий вывод: отмеченный в 1908 г. Комаровым видовой состав сорных растений складывался в течение двухсот лет. Наши исследования проводились через 64 года после экспедиции Комарова. Что же произошло за этот период?

Многие виды растений, отмеченные Комаровым как рудеральные сорняки камчатских деревень, такие как *Galeopsis bifida*, *Chenopodium album*, *Stellaria media*, *Polygonum aviculare*, стали основными сегетальными сорняками картофеля, овощных и зерновых культур.

Такие виды, как *Polygonum convolvulus*, *Tripleurospermum inodorum*, не являющиеся, по словам Комарова, постоянными сорняками, сейчас очень широко распространены в посадках картофеля и посевах зерновых Камчатской области.

Очень большой интерес представляет для нас следующее сообщение Комарова (1950): «Особую группу образуют растения, сохранившиеся близ Милькова на землях бывшей там в период 1848—1852 гг. земледельческой фермы; здесь встречены густые ковры крупного *Trifolium repens*, *Cerastium vulgatum*, *Lychnis alba*, *Silene latifolia*, *Echinospermum deflexum*, *E. lappula*, *Thlaspi arvense*.

Полевые сорняки ввиду молодости самих культур очень редки и мало еще обследованы. Отметим пока для них *Sinapis arvensis* и *Senecio vulgaris*».

Надо сказать, что некоторые из этих видов, отмеченные в 1908—1909 гг. только близ пос. Мильково — *Cerastium vulgatum*, *Silene alba* (по Комарову — *Lychnis alba*), *S. vulgaris* (по Комарову — *S. latifolia*), в настоящее время широко распространены по всей Камчатской области. Так, *Silene vulgaris* отмечена в настоящее время на половине полей картофеля, овса с горохом, тимофеевки с клевером, на полях же совхоза Мильковский ее обилие достигает 3 баллов при встречаемости 92% (поля картофеля) и 100% (поля овса с горохом). *Silene alba* и *Cerastium vulgatum* широко распространились по всей Камчатской области как рудеральные сорняки вдоль шоссейных дорог, но особенно сильно в Мильковском районе.

Thlaspi arvense и *Hackelia deflexa* (по Комарову — *Echinospermum deflexum*) нами не были обнаружены вообще.

Lappula myosotis (по Комарову — *Echinospermum lappula*) была обнаружена нами только однажды в количестве трех растений на полях совхоза Комсомольский, близ пос. Пущино, в посеве тимофеевки с клевером. Однако мы предполагаем, что растения этого вида не сохранились с тех далеких времен, а вновь занесены с семенами тимофеевки и клевера, полученными для этого посева из Польши.

Senecio vulgaris отмечен нами только как рудеральное растение и ни разу не встречен в посевах.

Brassica campestris, известная на Камчатке с 1847 г. (гербарные сборы И. Г. Вознесенского), в настоящее время является постоянным сорняком всех пропашных культур.

Особый интерес представляют растения, не обнаруженные среди сорняков в 1908—1909 гг. В. Л. Комаровым. К ним относятся следующие виды:

1. *Fagopyrum tataricum*. Первое упоминание о появлении этого сорного растения на Камчатке относится к 1971 г. (А. П. Федорченко). Нами оно обнаружено в посевах овса с горохом и в посадках картофеля (совхозы Дальний, Комсомольский, Корякский, Камчатский, Партизанский). Наиболее широко распространен этот вид на полях совхоза Дальний, где его обилие оценивается баллом 2.

Как сообщили нам в Камчатском областном сельскохозяйственном управлении, семена овса для посевов в Камчатской области в последнее время часто получают из Амурской области, где гречиха татарская, по нашим наблюдениям, является одним из наиболее злостных сорняков посевов зерновых культур.

Судя по тому, что растения *Fagopyrum tataricum* нормально развиваются и плодоносят в условиях Камчатской области, можно предположить, что очень скоро этот вид станет здесь широко распространенным сорняком.

2. *Raphanus raphanistrum*. О нахождении этого вида в Камчатской области ранее также не было упоминаний. В настоящее время он обнаружен нами в посевах овса с горохом и в посадках картофеля (совхозы Дальний, Комсомольский, Партизанский). Наиболее широко распространен этот вид на полях совхоза Дальний, где его обилие оценивается баллом 2.

3. *Neslia paniculata*. Этот вид до настоящего времени не приводился для Камчатки. Впервые он обнаружен нами в количестве 5 плодоносящих растений в посевах тимофеевки с клевером совхоза Комсомольский, близ пос. Пущино.

Необходимо остановиться на самом широко распространенном сорном растении Камчатки — *Spergula arvensis*. В. Л. Комаров (1950) при описании сорных растений Камчатки вообще не приводит этот вид. Во «Флоре полуострова Камчатки» (Комаров, 1929) о *Spergula arvensis* сказано: «Приводится для Камчатки по экземпляру Кузмищева из гербария Фишера. Возможно, что в период опытов с хлебопашеством, семена для которых привозились издали, на Камчатку была занесена также и *Spergula*. Позднее она не акклиматизировалась и в последнее время не была найдена вторично».

В настоящее время в Камчатской области нет поля, на котором бы не произрастал этот вид. Следовательно, за 64 года после экспедиции Комарова *Spergula arvensis* была вторично занесена с семенами культурных растений и с развитием земледелия стала основным сорняком Камчатки.

Приведенные данные говорят о том, что видовой состав сорных растений Камчатской области и в настоящее время не является стабильным. За 64 года он значительно увеличился как за счет заноса новых видов сорных растений с семенами сельскохозяйственных культур, так и в результате переселения на поля сегетальных сорняков, ранее существовавших в рудеральных местообитаниях. Ареал указанных Комаровым видов сорных растений значительно расширился, почти все они широко

распространились по области. Вместо двух видов на полях Камчатской области в настоящее время имеется около 40 видов сорных растений, причем 19 из них имеют наибольшие встречаемость и обилие.

Всего нами обнаружено в Камчатской области 75 видов сегетальных и рудеральных сорных растений, относящихся к 21 семейству и 60 родам.

ЛИТЕРАТУРА

Б е р г Л. С. (1946). Открытие Камчатки и экспедиции Беринга 1725—1742 гг. — В о р о ш и л о в В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — К о м а р о в В. Л. (1927, 1929, 1930). Флора полуострова Камчатки, I (1927), II (1929), III (1930). — К о м а р о в В. Л. (1950). Путешествие по Камчатке в 1908—1909 гг. Избр. соч., 6. — К р а ш е н и н н и к о в С. П. (1755). Описание земли Камчатки. С приложением рапортов, донесений и других неопубликованных материалов [изд. 1949 г.]. — П а л л а с П. С. (1783). Известия о введенном скотоводстве и землепашестве в Камчатке и около Охотска при Удском остроге, лежащем подле Охотского моря. — П р о з о р о в А. (1902). Экономическое обозрение Охотского Камчатского края. — С а ф р о н о в Ф. Г. (1954). Попытки продвижения границы сибирского земледелия до берегов Тихого океана в XVIII в. — Ф е д о р ч е н к о А. П. (1966). Химические прополки посевов картофеля в условиях Камчатской области.— Ф е д о р ч е н к о А. П. (1971). Некоторые материалы к изучению сорной растительности земледельческих районов Камчатки. В кн.: Биологические ресурсы суши Севера Дальнего Востока. — Ф е д о р ч е н к о А. П. (1972). Чувствительность главнейших сорняков Камчатки к гербицидам. В кн.: Сб. научных трудов Камчатской с/х опытной станции, вып. I. — Х р е б т о в А. А. (1926). О методике учета сорно-полевой растительности и ее влиянии на культурные растения. Экономика, 6 (37).

Всесоюзный институт растениеводства, Ленинград.

Получено 17 VII 1975.

УДК 576.16 : 582.26 (268.45)

С. П. Коренников, К. П. Гемп

О ВИДОВОМ СОСТАВЕ СУБЛИТОРАЛЬНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В РАЙОНЕ ПОЛУОСТРОВА КАНИН

S. P. K O R E N N I K O V, K. P. G E M P. ON THE SPECIES COMPOSITION OF SUBLITTORAL MARINE ALGAE OF THE KANIN PENINSULA COAST LOCALITY

При обследовании Северным отделением ПИНРО зарослей сублиторальных промысловых водорослей п-ва Канин получены дополнительные сведения о его альгофлоре. Макрофиты собирались от мыса Конушин в Белом море до мыса Микулкин в Баренцевом море от уреза воды до глубин 10—14 м. Водоросли сосредоточены в Белом море близ мыса Канин Нос, в Баренцевом — от мыса Канин Нос до Табуевых банок и между мысами Рыбный и Микулкин. У остальной части побережья п-ва Канин водоросли встречались единично или отсутствовали. Среди промысловых и перспективных для промысла видов наибольшее распространение имели *Laminaria digitata*, *L. saccharina*, *Alaria esculenta*, *Desmarestia aculeata*. По предварительным данным, флора макрофитов этого района насчитывает 43 вида, из них зеленых 6, бурых 14, красных 23.

Сведения о донных водорослях п-ва Канин и прилегающих районов имеются в работах Х. Я. Гоби (1878), Чельмана (Kjellman, 1883), Е. С. Зиновой (1912, 1913—1914, 1928 и др.). А. А. Калугина (1962) указывает на наличие у Канинского берега Белого моря 20 видов макрофитов. Флора водорослей всей юго-восточной части Баренцева моря насчитывает 81 вид: зеленых — 5, бурых — 40, красных — 36 (А. Д. Зинова, 1962).

Целью работ Северного отделения Полярного научно-исследовательского и проектного института морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО), выполненных с 13 VII по 27 VIII 1972 г., было установление запасов сублиторальных промысловых водорослей и их распределения, а также сбор гербария для уточнения состава флоры водорослей п-ва Канин, исключая побережье, омываемое водами Чешской губы.

Материал собран на 374 водолазных станциях (52 разреза) от уреза воды до глубин 10—14 м.

Сведения о солености вод приводятся по «Морскому гидрометеорологическому ежемесячнику» (1972).

По условиям обитания морских растений все прибрежье п-ва Канин распадается на ряд районов. В Белом море — это южная и северная части Канинского берега (соответственно мыс Конушин—река Шойна и река Шойна—мыс Канин Нос), в Баренцевом море — мыс Канин Нос—Табуевы банки и мыс Рыбный—мыс Микулкин.

Характерной чертой каждого из трех последних районов является наличие двух поясов макрофитов — ламинарий и багрянок с довольно однообразным видовым составом. Пояс фукоидов здесь развит несравненно более слабо или отсутствует.

Гидрологический режим у южной части Канинского берега в значительной мере определяется стоковым течением из бассейна Белого моря и Мезенского залива, несущим опресненные и насыщенные взвешенными частицами воды. Вынос рыхлого материала в прибрежную зону северного района Белого моря достигает 60 млн тонн в год (Медведев, 1972). Вследствие интенсивных приливо-отливных течений наблюдаются устойчивые гомотермность и гомогалинность всей толщи воды. Условная прозрачность морской воды варьировала от 0.5 до 4.3 м (чаще была в пределах 0.5—1 м), при удалении от берега (Шойнинские банки) повышалась до 8 м. Температура поверхностного слоя моря колебалась в июле от 12.9 до 18.9°, преобладала температура выше 15°. Соленость морской воды у м. Конушин в июле была в пределах 17.48—22.75 промилле.

Видовой состав макрофитов у южной части Канинского берега крайне беден. Среди единично встреченных водорослей преобладали зеленые (см. таблицу).

У северной части Канинского берега каменистые и скальные субстраты встречены менее чем на половине станций. Скорости течений здесь заметно снижаются, количество взвешенных частиц в воде уменьшается. Минимальная условная прозрачность морской воды была 0.4, максимальная — 9.7 м, преобладала прозрачность более 2 м. Температура поверхностного слоя моря в середине августа колебалась от 8.2° до 11.8°, преобладала температура ниже 10°. Соленость морской воды у м. Канин Нос в июле (за август данные отсутствуют) была в пределах 30.37—32.41 промилле. У м. Конушин в августе она составляла 23.17—26.35 промилле.

Водоросли-макрофиты от м. Канин Нос на протяжении около 52 км к югу образуют прерывистый пояс, аналогичный распределению каменистых и скальных грунтов.

Пояс ламинарий, включающий два массовых вида — *Laminaria saccharina* и *L. digitata*, прослеживался обычно на глубинах от 1.5—2 до 9—10 м. Наиболее частыми спутниками ламинарий были бурые водоросли *Desmarestia aculeata* и *Alaria esculenta*. Обычны багрянки *Odonthalia dentata* (преобладала), *Phycodrys rossica*, *Ph. sinuosa*, *Phyllophora brodiaei*, *Lithothamnion compactum*, *Corallina officinalis*. Пояс красных водорослей, отмеченный на ряде разрезов глубже 9—10 м, опускался иногда ниже 14 м — максимальная глубина обследования. В нем преобладали *Odonthalia dentata*, *Phycodrys rossica*, *Ph. sinuosa*.

Наиболее разнообразный состав макрофитов (19 видов) у северной части Канинского берега встречен близ м. Канин Нос. Заросли водорослей промыслового значения здесь не обнаружены.

У побережья п-ва Канин, омываемого водами Баренцева моря, донные водоросли сосредоточены на двух участках: от м. Канин Нос до Табуевых банок и между мысами Рыбный и Микулкин. За исключением участков, непосредственно прилегающих к Табуевым банкам и м. Рыбный, в остальной части северного и северо-восточного побережий, где распространены песчаные и глинистые грунты, водоросли не встречены.

Список видов сублиторальных водорослей в районе п-ова Канин

Вид	Белое море		Баренцево море	
	м. Конушин—р. Шойна	р. Шойна—м. Канин Нос	м. Канин Нос—Табуевы банки	м. Рыбный—м. Микулкин
Chlorophyta				
Ulvaria obscura	—	—	+	+
Chaetomorpha melagonium	+	—	+	+
Ch. linum	+	+	—	—
Cladophora fracta	+	+	+	+
Cl. rupestris	—	+	—	—
Acrosiphonia arcta	—	—	+	—
Phaeophyta				
Pylaiella litoralis	—	—	+	—
Chordaria flagelliformis	—	+	+	—
Desmarestia aculeata	—	+	+	—
Chaetopteris plumosa	—	+	+	+
Petalonia fascia	—	+	—	—
Chorda filum	—	—	+	—
Saccorhiza dermatodea	—	—	+	+
Laminaria digitata	—	+	+	+
L. saccharina	—	+	+	+
Alaria esculenta	—	+	+	+
Ascophyllum nodosum	—	+	—	—
Fucus distichus	—	+	+	+
F. vesisulosus	—	+	+	+
F. serratus	—	+	+	+
Rhodophyta				
Dilsea integra	—	+	+	+
Polyides rotundus	—	+	+	+
Hildenbrandtia prototypus	—	+	—	+
Lithothamnion compactum	—	+	+	+
Corallina officinalis	—	+	+	+
Euthora cristata	—	+	+	+
Furcellaria fastigiata	—	+	+	+
Cystoclonium purpureum	—	+	—	—
Rhodophyllis dichotoma	—	—	+	+
Phyllophora brodiaei	—	+	+	+
Ph. interrupta	—	+	—	—
Ahnfeltia plicata	—	+	+	+
Rhodymenia palmata	—	+	+	+
Halosaccion ramentaceum	—	+	+	+
Ceramium deslongchampii	—	—	—	+
C. rubrum	—	—	—	+
Plumaria elegans	—	+	—	—
Ptilota plumosa	—	+	+	—
P. pectinata	—	—	+	+
Phycodrys rossica	+	+	+	+
Ph. sinuosa	—	+	+	—
Polysiphonia urceolata	—	+	—	—
Odonthalia dentata	—	+	+	+
Всего	4	33	32	28

В прибрежье п-ва Канин между м. Канин Нос и Табуевыми банками преобладают каменистые и скальные грунты. Условная прозрачность морской воды изменялась от 1 до 9.2 м, чаще — от 3 до 6 м. Видимость у дна была преимущественно хорошей, за исключением нескольких станций в береговой зоне близ восточной границы этого района. Температура поверхностного слоя моря (середина июля—начало августа) колебалась в пределах 6.8—11.8°, преобладала температура ниже 8.9°.

Ламинарии произрастали на глубинах от 1—1.5 до 10.5—11 м. Наиболее часто встречалась *Laminaria digitata*; *L. saccharina* доминировала в зарослях лишь близ восточной границы данного района.

В поясе ламинарий в незначительных количествах отмечались зеленые водоросли (см. таблицу), преобладала *Cladophora fracta*. Обычными спутниками были *Alaria esculenta*, *Desmarestia aculeata*, изредка отмечались *Saccorhiza dermatodea*, *Chorda filum*, *Chaetopteris plumosa*. Из красных водорослей наиболее часто встречались *Odonthalia dentata* (преобладала), *Phyllophora brodiaei*, *Furcellaria fastigiata*, *Rhodymenia palmata*, *Ahnfeltia plicata*, *Corallina officinalis*, *Polyides rotundus*, *Dilsea integra*.

Встречаемость багрянок возрастала с увеличением глубины: на 9—10 м, где ламинарии росли единично, они обычно составляли основной фон растительности. На конечных станциях каждого из 8 выполненных здесь разрезов (глубины 12—13 м) в зарослях наиболее обычными были *Odonthalia dentata*, *Phycodrys rossica*, *Ph. sinuosa*, *Ptilota plumosa*, *Phyllophora brodiaei*, *Lithothamnion compactum*. Нижняя граница распространения красных водорослей не устанавливалась.

Наибольшее число макрофитов (25 видов) встречено близ м. Канин Нос. Здесь на глубине 0.5—1 м в зарослях водорослей с очень разнообразным видовым составом росли *Cladophora fracta*, *Acrosiphonia arcta*, *Fucus serratus*, *Laminaria saccharina*, *Alaria esculenta*, *Sacchorhiza dermatodea*, *Chordaria flagelliformis*, *Chaetopteris plumosa*, *Ptilota pectinata*, *Rhodymenia palmata*, *Polyides rotundus*, *Phyllophora brodiaei*, *Ahnfeltia plicata*, *Halosaccion ramentaceum*, *Furcellaria fastigiata*, *Lithothamnion compactum* и др.

Laminaria digitata и *L. saccharina* между м. Канин Нос и Табуевыми банками формируют промысловые заросли.

Особенностью прибрежных вод между мысами Рыбный и Микулкин являются сильные приливо-отливные течения и наличие большого количества взвешенных частиц, что очень сближает их по этим показателям с водами у южной части Канинского берега в Белом море. Условная прозрачность морской воды колебалась от 0.2 до 5.7 м, наиболее частой была прозрачность до 1 м. Минимальная температура поверхностного слоя моря (конец августа) составила 8.4°, максимальная — 13.5°, наиболее часто температура колебалась в пределах 9—10°.

Распределение каменистых грунтов и зарослей донных водорослей у восточного побережья п-ва Канин имеет прерывистый характер. В самой верхней части сублиторали по сравнению с рассмотренными выше районами местами возрастала встречаемость *Fucus serratus* и *F. vesiculosus*.

Вследствие отсутствия во многих местах каменистых грунтов и на некоторых участках, по-видимому, истирающего действия льда, пояс ламинарий начинался большей частью с 1—1.5 м и глубже, опускался же всего до 7.5—8 м. В целом для района видами, образующими промысловые заросли, являются *Laminaria saccharina* (доминирует) и *L. digitata*.

Наиболее обычными спутниками ламинарий были *Desmarestia aculeata* и *Alaria esculenta*. Последний вид встречался местами в значительно больших количествах, чем у северного побережья п-ва Канин. Среди багрянок преобладали *Odonthalia dentata* и *Phyllophora brodiaei*.

По сравнению с побережьем между м. Канин Нос и Табуевыми банками пояс красных водорослей менее развит. Нижняя граница его за редкими исключениями отмечалась на глубинах всего 10—12 м, где обычными видами были *Odonthalia dentata*, *Phyllophora brodiaei*, *Phycodrys rossica*, *Lithothamnion compactum*.

Наибольшее разнообразие макрофитов (17 видов) отмечено близ м. Микулкин. Здесь на глубине 1 м преобладала *Alaria esculenta*, встречались *Laminaria saccharina* и *L. digitata*, *Desmarestia aculeata*, *Phyllophora brodiaei*, *Halosaccion ramentaceum*. Глубже (2.5—3 м) наблюдались уменьшение количества *Alaria* и возрастание численности *L. saccharina* и *L. digitata*. Отдельными экземплярами на этой глубине росли *Sacco-*

rhiza dermatodea и *Desmarestia aculeata*. Состав красных водорослей становился более разнообразным. Помимо перечисленных выше, отмечались *Odonthalia dentata*, *Ahnfeltia plicata*, *Polyides rotundus*, *Rhodophyllis dichotoma*, *Ptilota pectinata*, *Euthora cristata* и др. На глубине 11 м водорослей, кроме *Lithothamnion compactum*, не было встречено.

Laminaria saccharina и *L. digitata* у восточного побережья п-ва Канин произрастают в промысловых количествах. Заросли их развиты значительно слабее, чем у северного побережья между м. Канин Нос и Табуевыми банками.

Слабая освещенность морского дна является одной из особенностей восточной части п-ва Канин. Именно это, очевидно, во многом способствует поднятию здесь нижней границы распространения ламинарий и багрянок по сравнению с зарослями у северного побережья п-ва Канин близ м. Канин Нос.

Вместе с тем довольно разнообразный видовой состав макрофитов у восточного побережья полуострова и значительное опускание их в более глубокие слои воды заставляют предположить следующее. При наличии необходимых для поселения донных водорослей каменистых грунтов слабое проникновение света в придонные слои, вероятно, может в какой-то мере компенсироваться интенсивными приливо-отливными течениями. Последние, поддерживая на высоком уровне динамику вод, очевидно, способствуют улучшению условий обитания различных видов морских растений.

Наиболее отчетливо обеднение видового состава водорослей всего рассмотренного района юго-восточной части Баренцева моря прослеживается при сравнении его с флорой западного, Мурманского побережья этого бассейна. Морская альгофлора Мурмана пышно развита и насчитывает (в сублиторали и литорали) 194 вида макрофитов, в том числе зеленых водорослей — 39, бурых — 80 и красных — 75 (А. Зинова, 1962). Сублиторальная же флора водорослей между мысами Конушин и Микулкин, по нашим предварительным данным, насчитывает всего 43 вида, из них зеленых 6, бурых 14 и красных 23.

Среди наиболее вероятных факторов, препятствующих в этом районе массовому развитию многих видов водорослей, помимо климатических, следует указать на незначительное в ряде мест распространение твердых неподвижных грунтов, слабое проникновение света в нижние слои воды и отрицательное влияние льда. Можно также предполагать неблагоприятное воздействие на заросли макрофитов чрезмерно сильного прибоя вследствие совершенно открытого характера побережий п-ва Канин.

ЛИТЕРАТУРА

Г о б и Х. Я. (1878). Флора водорослей Белого моря и прилегающих к нему частей Северного Ледовитого океана. — З и н о в а А. Д. (1962). Современное состояние и дальнейшие перспективы флористических и биологических исследований по морским водорослям в СССР. Тр. Всес. совещ. работн. водоросл. пром. СССР, I. — З и н о в а Е. С. (1912). Водоросли Мурмана: *Chlorophyceae* et *Rhodophyceae*. Тр. СПб. общ. естествоисп., XIII, 2, 3. — З и н о в а Е. С. (1913—1914). Водоросли Мурмана: *Phaeophyceae*. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., VIII, 3. — З и н о в а Е. С. (1928). Водоросли Белого моря. Тр. общ. естествоиспыт., VIII, 3. — К а л у г и н а А. А. (1962). К вопросу о некоторых особенностях беломорской флоры. Тр. Всес. совещ. работн. водоросл. пром. СССР, I. — М е д в е д е в А. С. (1972). Схема литодинамики и баланс наносов северной части Белого моря. В кн.: Процессы развития и методы исследования прибрежной зоны моря. — М о р с к о й гидрометеорологический ежемесячник. (1972). Белое море, 7, 8. — K j e l l m a n F. (1883). The Algae of the Arctic Sea.

Северное отделение
Полярного научно-исследовательского
и проектного института морского
рыбного хозяйства и океанографии,
Архангельск.

Получено 14 IV 1975.

УДК 576.16 : 581.9 (477.75)

С. К. Кожевникова, Л. В. Махаева

ДОПОЛНЕНИЯ К АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ КРЫМА

S. K. KOZHEVNIKOVA, L. V. MAKHAEVA. CONTRIBUTION TO THE ADVENTITIOUS FLORA OF THE CRIMEA

Указываются новые для Крыма адвентивные виды, которые не приводились прежде в литературных источниках (Кожевникова, Рубцов, 1971; Определитель высших растений Крыма, 1972). Для каждого вида указываются его местонахождения и время появления на территории Крыма. Сообщаются также дополнительные сведения о распространении сорных адвентивных видов, полученные в результате обследования авторами данной статьи сорной флоры культурфитоценозов горного и степного Крыма в 1971—1974 гг.

Виды, новые для Крыма

Grindelia squarrosa (Pursh) Dun.[1] — дичает и переселяется с участков, где это растение культивируется как эфиромасличное, на рудеральные места. Такие одичавшие экземпляры отмечались неоднократно, начиная с 1969 г., в окрестностях Никитского ботанического сада и Ай-Даниля. В 1973 г. небольшие заросли его обнаружены на каменистых осыпях склонов скалы Красный Камень выше с. Краснокаменки. Все особи здесь обильно цвели и имели хорошо развитые плоды.

Galinsoga parviflora Cav. — впервые была встречена как сорняк в посадках капусты в окрестностях с. Орлиного (Байдарская долина) в 1971 г. (Махаева, Кожевникова, 1973). Несколько позже выяснилось, что этот вид встречается и в других районах горного Крыма (от с. Перевального до г. Симферополя). Здесь она расселяется в огородах, на обочинах дорог и сорных местах. Целые заросли цветущих и плодоносящих растений галинсоги отмечены в селах Перевальном, Заречном, Добром, Пионерском.

Phytolacca americana L. — единичные экземпляры этого вида с цветками и плодами были найдены в 1970 г. в г. Бахчисарае на газонах парка Дворца-музея и в г. Ялте на цветочной клумбе около морского порта.

Conyzanthus graminifolius (Spreng.) Tamamsch. — заросли этого растения обнаружены на сорных местах возле строительного комплекса в Нижней Массандре в 1974 г. Конизантус растет здесь в сочетании с такими сорными видами, как *Chenopodium album*, *Solanum zelenetzkii*, *Malva sylvestris*, *Daucus carota*, *Amaranthus retroflexus*, *A. blitoides*. Довольно большая площадь, занятая этим видом, а также наличие обильно цветущих и плодоносящих особей свидетельствуют о возможности более или менее прочной его натурализации в Крыму.

Robinia pseudacacia L. — распространяется с помощью семян из лесопосадок на соседние культурные земли. Как сорное растение белая акация была зарегистрирована во многих пунктах: с. Урожайное, близ Симферополя (сад, виноградник, плантация эфиромасличной розы); с. Чапаевка Советского района (посевы кукурузы); с. Луговое на Керченском полуострове (сад); с. Шубино Кировского района (виноградник). Во всех случаях отмечены только вегетирующие низкорослые кустарниковые особи.

Целый ряд новых видов был выявлен осенью 1974 г. среди сорных компонентов агроценозов риса: *Elatine hungarica* Moesz., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb., *Eleocharis acicularis* (L.) R. Br., *Cyperus difformis* L. Все они встречаются спорадически на рисовых полях Красноперекопского и Раздольненского районов, проходят полный цикл развития и приспособлены к условиям возделывания риса.

Cyperus difformis известна в литературе как типичный сорняк риса.

---

[1] Названия растений даны по «Флоре СССР» (1934—1960) и «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР"» С. К. Черепанова (1973).

Виды, распространяющиеся на территории Крыма

Abutilon theophrasti Medic. — прежде встречался только на Южном берегу. В настоящее время принимает участие в засорении садов, виноградников и овощных культур в предгорьях и степном Крыму. Новыми местонахождениями являются села Изобильное, Приветное, Каменка, Орловка, Песчаное, Тепловка, окрестности г. Старый Крым, поселков Судак, Планерское, Нижнегорск.

Cyclachaena xanthifolia (Nutt.) Fresen. — заметно распространилась во всех природных зонах Крыма. На Южном берегу и в предгорьях встречается как сорняк на полях табака и овощных культур (Симеиз, Гончарное, Инкерман). Чаще расселяется на рудеральных местах (Нижняя Массандра, окрестности Симферополя, Донское, Астанино).

Erysimum cheiranthoides L. — продолжает расселяться на полях табака и овощных культур на Южном берегу (Симеиз, Алупка), а также в предгорьях, где он прежде отсутствовал (Орлиное, Гончарное, окрестности Симферополя, Бахчисарая).

Cannabis ruderalis Janisch. — значительно расширила свой ареал в предгорьях (окрестности Симферополя, Пионерское, Доброе, Русское, Донское, Зуя, Красногорье, Урожайное, Чистенькое, Золотое) как засоритель пропашных культур (подсолнечник), эфиромасличной розы и садов.

Echinochloa oryzoides (Ard.) Fritsch. — является облигатным сорняком риса. Появившись в Крыму вместе с этой культурой, продолжает увеличивать свой ареал в связи с расширением площадей, занятых рисом. Относится к числу доминантов агроценозов риса.

ЛИТЕРАТУРА

Кожевникова С. К., Н. И. Рубцов. (1971). Опыт био-экологического и географического анализа адвентивной флоры Крыма. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 54. — Махаева Л. В., С. К. Кожевникова. (1973). Сорные растения Южного берега Крыма. Бюлл. Гос. Никитск. бот. сада, 3 (22). — Определитель высших растений Крыма (1972).

Государственный
Никитский ботанический сад,
г. Ялта.

Получено 7 IV 1975.

УДК 581.527.7 (470.53+470.342)

Ю. Д. Гусев

ПРОНИКНОВЕНИЕ НОВЫХ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В КИРОВСКУЮ И ПЕРМСКУЮ ОБЛАСТИ

YU. D. GUSEV. PENETRATION OF NEW ADVENTIVE PLANTS INTO KIROV AND PERM REGIONS

В 1975 г. я обследовал флору рудеральных мест в ряде пунктов Кировской (21—26 VIII) и Пермской (29 VIII—2 IX) областей, а также просмотрел часть гербария Кировского областного краеведческого музея (КОКМ) и Пермского государственного университета (ПГУ).

В результате проведенной работы установлено, что в последнее время в Кировскую и Пермскую области проникли новые виды, а некоторые из них уже успели здесь более или менее широко распространиться. В гербарии Ботанического института АН СССР сборы из этих областей всех найденных мною нижеперечисленных видов до настоящего времени отсутствовали.

Amaranthus albus L. Найден мною в ряде мест Кировской области: 1) ст. Киров, на насыпи ж.-д. тупика, 23 VIII, 2 цветущих растения; 2) ст. Фалёнки, на ж.-д. полотне, 23 VIII, около десятка растений с цвет-

ками и начавшими созревать плодами; там же, под ж.-д. насыпью, 2 цветущих растения; 3) 0.5—1 км южнее ст. Юрья, на ж.-д. путях, 24 VIII, 1 экземпляр с цветками и незрелыми плодами; 4) ст. Киров-Котласский, на ж.-д. путях, 25 VIII, несколько цветущих и начавших плодоносить растений. В указанных пунктах собран гербарий. Кроме того, я видел этот вид на ж.-д. путях еще ряда станций между Кировым и Фалёнками. Очевидно, *A. albus*, не указанный в новейшем «Определителе растений Кировской области» (1975), нередок здесь на железных дорогах. В соседней, Пермской области этот вид американского происхождения пока не известен, а для находящейся между обследованными областями Удмуртской АССР он указан только «на песчаном берегу Камы в Каракулинском р-не» (Ефимова, 1972 : 89).

Amaranthus blitoides S. Wats. Видел одно растение на ж.-д. путях на ст. Пермь II, 31 VIII. Ранее в Пермской области этот вид американского происхождения не отмечался. В Кировской области он считается редким: его находили только в 1916, 1920 и 1965 гг. на сорных местах (Определитель растений Кировской области, 1975). Однако на железных дорогах этой области *A. blitoides* встречается, по-видимому, нередко. Я видел его в нескольких местах и собрал 22—25 VIII цветущие экземпляры в следующих пунктах: 1) 2.5—3 км юго-восточнее ст. Киров, под ж.-д. насыпью; 2) ст. Фалёнки, под ж.-д. насыпью, на сильно замусоренном месте; 3) 1—2.5 км к югу от ст. Юрья, на ж.-д. насыпи; 4) ст. Киров-Котласский, на ж.-д. путях (некоторые растения начали плодоносить). В Удмуртии этот вид известен с 1930 г. и теперь нередок в южной половине республики (Иванова, Туганаев, 1969; Ефимова, 1972).

Atriplex littoralis L. Небольшие заросли плодоносящих растений найдены мною 2 IX на пустыре под высокой ж.-д. насыпью у ст. Пермь II. В Кировской области этот вид находили в 1966—1968 гг. (Определитель . . ., 1975). В Удмуртии он не указан.

Atriplex tatarica L. В Кировской области один цветущий экземпляр найден в 1.5—2.5 км к югу от ст. Юрья, на ж.-д. насыпи, 24 VIII. В «Определителе растений Кировской области» (1975) этот вид не указан. В 2—2.5 км южнее ст. Пермь II, на ж.-д. полотне, 2 IX найден 1 экземпляр с бутонами. Ранее в Пермской области *A. tatarica* не отмечалась. В Удмуртии найдена «на берегу Ижа в Ижевске» (Ефимова, 1972 : 87).

Diplotaxis muralis (L.) DC. В Кировской области группа растений с плодами и последними цветками найдена 24 VIII в 1.5—2 км к югу от ст. Юрья, на ж.-д. насыпи. В Пермской области этот вид пока не находили.

Elytrigia elongatiformis (Drob.) Nevski. Небольшая куртина растений с незрелыми плодами найдена 22 VIII в 2 км южнее ст. Киров, на восточном склоне ж.-д. насыпи. Определил Н. Н. Цвелев. Ближайшие флористические районы произрастания этого вида, по литературным данным, — Нижне-Донской и Нижне-Волжский (Цвелев, 1974). В кировском «Определителе. . .» (1975) не указана.

Erucastrum gallicum (Willd.) O. E. Schulz. В Кировской области, в 0.5—1 км южнее ст. Юрья, на ж.-д. путях, 24 VIII найден 1 экземпляр с цветками и незрелыми плодами. В Пермской области и Удмуртии не указывался.

Galinsoga ciliata (Raf.) Blake. Во дворе Пермского университета (ПГУ) имеется много растений, которые цветут и плодоносят будучи сорняками цветников (гербарный сбор 29 VIII). В гербарии ПГУ хранятся следующие недавние сборы А. М. Овеснова из Пермской области: 1) Кунгурский р-н, учебное хозяйство «Предуралье», дер. В. Частые, в огородах в долине р. Сылвы, 1 VIII 1968 (3 гербарных листа растений с цветками и плодами); 2) г. Пермь, газон во дворе по улицам Ленина и Хохрякова, 10 IX 1969; 3) дом отдыха «Красный Яр», на газонах, 27 VIII 1970. Распространение этого вида в Пермской области является неожиданным. В Кировской области, Удмуртии и других соседних областях *G. ciliata* не отмечалась.

Lepidium densiflorum Schrad. В Кировской области один плодоносящий экземпляр найден 23 VIII на ст. Фалёнки, под ж.-д. насыпью. В гербарии КОКМ я обнаружил и переопределил растение этого вида с плодами, собранное А. Д. Фокиным еще 9 VII 1927 г. в Уржумском уезде, в пойме правого берега р. Вятки, в 6 км выше д. Буйский Перевоз, на искусственном лугу с клевером и тимофеевкой. В Пермской области много плодоносящих растений этого вида я нашел 30 VIII на ст. Добрянка, на ж.-д. путях. В Удмуртии он был указан «по травянистым местам в окрестностях Ижевска и на ж.-д. насыпи у станции Кама» (Ефимова, 1972 : 111). Расселение *L. densiflorum* по железным дорогам этих областей, вероятно, усилится.

Lepidium latifolium L. Несколько десятков цветущих и с бутонами растений, образующих небольшие заросли, найдено 25 VIII на ст. Киров-Котласский, на ж.-д. путях. В Пермской области этот вид не обнаружен, а в Удмуртии «найден у канавы в окрестностях Ижевска» (Ефимова, 1972 : 111).

Melilotus wolgicus Poir. В Кировской области найден: 1) ст. Фалёнки, под ж.-д. насыпью, 23 VIII, два цветущих растения; 2) г. Киров, в центральной части, на пустыре над оврагом, 25 VIII, много цветущих растений. В Пермской области и Удмуртии этот вид не отмечался, но, вероятно, встречается.

Senecio viscosus L. В Кировской области найден в нескольких местах: 1) ст. Фалёнки, на ж.-д. насыпи, 23 VIII, 1 экземпляр с цветками и плодами; 2) ст. Юрья и в 1—2 км южнее, 24 VIII, много цветущих и уже плодоносящих растений; 3) ст. Киров-Котласский, на ж.-д. путях, 25 VIII, несколько цветущих и начавших плодоносить растений (везде собран гербарий); я видел также растения этого вида на ж.-д. путях ст. Киров (Центральный) и на нескольких станциях к западу и востоку от Кирова. В Пермской области *S. viscosus* найден также во многих местах: 1) г. Пермь, на улице, 29 VIII, цветущие растения; 2) ст. Пермь II, на ж.-д. насыпи, 2 IX, несколько цветущих и плодоносящих растений; 3) ст. Добрянка, на ж.-д. путях, 30 VIII, десятки растений с цветками и плодами (везде собран гербарий); я видел также растения этого вида на ж.-д. путях на станциях Ярино, Лёвшино и др. Очевидно, этот балтийский вид теперь довольно обычен на железных дорогах Кировской и Пермской областей, хотя до сих пор он здесь не указывался. В Удмуртии указан «на ж.-д. насыпях в центре Удмуртии» (Ефимова, 1972 : 198).

Sisymbrium volgense Bieb. ex E. Fourn. В Кировской области найден в следующих местах: 1) г. Киров, обочина дороги между двумя ж.-д. насыпями, 22 VIII, несколько цветущих растений; 2) 2 км южнее ст. Киров, на восточном склоне ж.-д. насыпи, 22 VIII, небольшая плодоносящая заросль; более 1 км к югу от г. Нолинска, на крутом склоне автодорожной насыпи через речную долину, 26 VIII, большая заросль цветущих растений. В Пермской области этот восточноевропейский степной вид найден в следующих местах: 1) ст. Добрянка, на ж.-д. путях, 30 VIII, один отцветающий экземпляр; 2) ст. Пермь II, на крутом склоне высокой ж.-д. насыпи, 2 IX, несколько плодоносящих растений. В гербарии ПГУ я обнаружил и определил экземпляр, собранный А. М. Овесновым 4 VIII 1968 г. в г. Перми, на ж.-д. насыпи у пос. Светлый, около бараков. В Удмуртии не отмечался. *S. volgense*, несомненно, имеет в этих областях перспективу широкого распространения. Он может быть использован как закрепитель откосов.

Следует обратить внимание на частое дичание в Кировской и Пермской областях обычного здесь в культуре американского древесного вида *Acer negundo* L., который в местных флористических работах указывался только как культивируемое растение. Этот вид хорошо плодоносит, в южных районах нередко дает обильный самосев и вполне может натурализоваться.

ЛИТЕРАТУРА

Говорухин В. С. (1937). Флора Урала, 2. — Ефимова Т. П. (1972). Определитель растений Удмуртии. — Иванова Р. Г., В. В. Туганаев. (1969). О распространении некоторых адвентивных видов на юге Вятско-Камского бассейна. Бот. ж., 54, 4. — (Коржинский С.) Korshinsky S. (1898). Tentamen Florae Rossiae Orientalis. — Определитель растений Кировской области. (1975). 1. — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений Европейской части СССР. — Сюзев П. В. (1912). Конспект флоры Урала. — Хребтов А. А. (1930). Сорная растительность Пермского и Кунгурского округов. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 3. — Флора СССР. (1934—1960). — Цвелев Н. Н. (1974). *Poaceae* Barnh. — Злаки. Флора Европейской части СССР, I.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 X 1975.

УДК 581.9 : 582.34 (479.24)

Д. А. Алиев, Ф. А. Бабаев

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ МХОВ ВОДНЫХ И ЗАБОЛОЧЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ МАЛОГО КАВКАЗА (В ПРЕДЕЛАХ АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ ССР)

D. A. ALIJEV, F. A. BABAJEV. CONTRIBUTION TO THE FLORA OF MOSSES OF WATERY AND SWAMPY LANDS OF SMALLER CAUCASUS (WITHIN THE ASERBAIJAN S. S. R.)

В течение ряда лет, изучая флору и растительность высокогорных озер Малого Кавказа, мы наряду с цветковыми растениями собирали также водные мхи, широко распространенные в высокогорных водоемах Малого Кавказа.

Исследованный район расположен к югу от г. Кировабада и охватывает хребет Муровдаг, Карабахский хребет и Карабахское вулканическое нагорье. Здесь много высокогорных озер, в которых представлены разнообразная флора и растительность, мало изученные до последних лет.

За последние годы в изучении водной и болотной флоры и растительности водоемов горной части Малого Кавказа (в пределах Азербайджанской ССР) имеются определенные успехи (Алиев, 1958, 1968; Алиев, Гасанов, 1965; Бабаев, 1972; Алиев, Бабаев, 1972).

В ботанической литературе имеются сведения о мхах Нахичеванской АССР (Абрамова, Абрамов, 1950), о мхах *Ricciocarpus natans* (L.) Corda, *Mnium rugicum* Laur. (Алиев, 1958, 1968а, б), Нуха-Закатальской зоны (Любарская, 1963), Талыша (Любарская, 1967) и др.

Данная работа является первой попыткой изучения флоры мхов высокогорных водоемов Малого Кавказа.

Определение собранных мхов произведено в отделе споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в Ленинграде.[1]

Ниже даются краткие сведения об этих мхах.

Hepaticae

Conocephalum conicum (L.) Dum. В центральной части Малого Кавказа в Ханларском районе на прибрежных и осоковых болотистых местах (оз. Джиллигель, 1872 м над ур. м., 28 VII 1971).

---

[1] При определении мхов нам неоценимую помощь оказала старший научный сотрудник отдела споровых растений БИНа А. Л. Абрамова. Авторы выражают ей глубокую благодарность.

Marchantia polymorpha L. В центральной части Малого Кавказа в Ханларском районе на болотах и заболоченных местах (оз. Зелилигель на высоте 1426 м над ур. м., 16 VII 1970).

Musci

Aulacomnium palustre (Web. et Mohr) Schwaegr. В центральной части Малого Кавказа в Ханларском районе на осоковых болотах и заболоченных местах (оз. Тоганалынский Гекгель, 1735 м над ур. м., 28 VII 1971).

Brachythecium rivulare (Bruch) B. S. G. В северной части Малого Кавказа в Кельбаджарском районе в альпийском поясе на заболоченных местах (оз. Джиллигель, 2445 м над ур. м., 13 VII 1971); в центральной части Малого Кавказа в Ханларском районе (оз. Джиллигель, 1872 м над ур. м., 14 VII 1970).

Bryum schleicheri Schwaegr. В северной части Малого Кавказа в Кельбаджарском районе на прибрежных заболоченных местах (оз. Дибгель, 2445 м над ур. м., 13 VII 1971).

Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb. В северной части Малого Кавказа в Кельбаджарском районе на болотистых прибрежных и осоковых болотах (оз. Ганлыгель, 2026 м над ур. м., 14 VII 1971).

Calliergonella cuspidata (Brid.) Loeske. В центральной и северной частях Малого Кавказа в Кельбаджарском районе в воде и на влажных местах (оз. Ганлыгель, 2026 м над ур. м., 20 VII 1971; оз. Дибгель, 2445 м над ур. м., 25 VII 1971), в Ханларском районе (оз. Тоганалынский Гекгель, 1735 м над ур. м., 28 VII 1971; оз. Джиллигель, 1872 м над ур. м., 19 VII 1970 и 2 VIII 1971).

Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr. В центральной части Малого Кавказа в Ханларском районе на осоковых болотах (оз. Зелилигель, 1426 м над ур. м., 1 VII 1971), северной части Малого Кавказа в Кельбаджарском районе (оз. Ганлыгель, 2026 м над ур. м., 14 VII 1971; оз. Дибгель, 2445 м над ур. м., 25 VII 1971).

Cratoneurum commutatum (Hedw.) Roth. В северной части Малого Кавказа в Кельбаджарском районе на прибрежных заболоченных местах (оз. Дибгель, 2445 м над ур. м., 14 VII 1970).

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Moenkem. В центральной части Малого Кавказа в Ханларском районе на осоковых болотах и влажных местообитаниях (оз. Тоганалынский Гекгель, 1735 м над ур. м., 18 VII и 28 VII 1970; оз. Зелилигель, 1426 м над ур. м., 16 VII 1970).

Drepanocladus aduncus var. *kneiffii* (Schimp.) Moenkem. В центральной и северной частях Малого Кавказа в Ханларском районе на болотах и заболоченных местах (оз. Тоганалынский Гекгель, 1735 м над ур. м., 20 VII 1971), в Кельбаджарском районе (оз. Ганлыгель, 2026 м над ур. м., 20 VII 1971).

Drepanocladus exannulatus (Gümb.) Moenkem. В северной части Малого Кавказа в Лачинском районе на осоковых болотах и заболоченных местах (оз. Гаджылларгель, 2067 м над ур. м., 25—26 VII 1971); в Кельбаджарском районе (оз. Ганлыгель, 2026 м над ур. м., 20 VII 1971; оз. Джиллигель, 2380 м над ур. м., 18 VII 1971; оз. Новрузбатангель, 2444 м над ур. м., 16 VII 1971), в Ханларском районе (оз. Джиллигель, 1872 м над ур. м., 2 VIII 1971; оз. Гекгель, 1576 м над ур. м., 19 VII 1971).

Fontinalis antipyretica Hedw. В центральной части Малого Кавказа в Кельбаджарском районе на болотистых местах и осоковых болотах, на прибрежных заболоченных местах (оз. Ганлыгель, 2026 м над ур. м., 25 VII 1971), в Лачинском районе (оз. Гочнохургель, 2027 м над ур. м., 26 VII1 971).

Funaria hygrometrica Hedw. В северной части Малого Кавказа в Кельбаджарском районе на осоковых болотистых местах (оз. Дибгель, 2445 м над ур. м., 13 VII 1971).

Mnium rugicum Laur. В центральной и северной частях Малого Кавказа в Кельбаджарском районе на осоковых болотах и на заболоченных

прибрежьях (оз. Ганлыгель, 2026 м над ур. м., 20 VII 1971); в Ханларском районе (оз. Джиллигель, 1872 м над ур. м., 19 VII 1971; оз. Гекгель, 1576 м над ур. м., 28 VII 1971; оз Тоганалынский Гекгель, 1735 м над ур. м., 18 VII 1971).

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. В северной части Малого Кавказа в Кельбаджарском районе на осоковых болотах и заболоченных местах (оз. Новрузбатангель, 2444 м над ур. м., 16 VII 1971).

Polytrichum commune Hedw. В северной части Малого Кавказа в Кельбаджарском районе (оз. Джиллигель, 2380 м над ур. м., 19 VII 1971), в центральной части Малого Кавказа в Ханларском районе в лесной зоне на прибрежных заболоченных местах (оз. Зелилигель, 1426 м над ур. м., 16 VII 1970).

Sphagnum subsecundum Nees. В центральной части Малого Кавказа в Ханларском районе в осоковых болотах и на заболоченных берегах озер (оз. Тоганалынский Гекгель, 1735 м над ур. м., 27 VII 1970 и 28 VII 1971).

По литературным данным (Гроссгейм, 1948), для Азербайджана приводится один вид *Sphagnum centrale* C. Jens., который собран в Талыше.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., И. И. Абрамов. (1950). К флоре мхов Нахичеванской АССР. Бот. матер. отд. спор. раст., VI, 7—12. — Абрамова А. Л., К. И. Ладыженская, Л. И. Савич-Любицкая. (1954). Флора споровых растений СССР, III. Листостебельные мхи. — Алиев Д. А. (1958). О нахождении мха *Ricciocarpus natans* (L.) Corda в Азербайджане. Уч. зап. Азерб. гос. унив., сер. биол., 3. — Алиев Д. А. (1968а). Вероника щитковая *Veronica scutellata* L. — новый вид для флоры Азербайджана. Уч. зап. Азерб. гос. унив., сер. биол., 4. — Алиев Д. А. (1968б). Материалы к флоре и растительности высокогорных озер северной и центральной части Малого Кавказа. Уч. зап. Азерб. гос. унив., сер. биол., 1. — Алиев Д. А., Ф. А. Бабаев. (1973). Флора и растительность Большого и Малого Алагеля. Уч. зап. Азерб. гос. унив., сер. биол., 2. — Алиев Д. А., М. М. Гасанов. (1965). К растительности озер Малого Кавказа. Уч. зап. Азерб. гос. унив., сер. биол., 4. — Бабаев Ф. А. (1972). Растительный покров озер бассейна р. Куракчай. Уч. зап. Азерб. гос. унив., сер. биол., 4. — Бабаев Ф. А., Д. А. Алиев. (1972). Растительный покров озер Карабахларского вулканического нагорья Лачинского района. Уч. зап. Азерб. гос. унив., сер. биол., 2. — Бабаев Ф. А., Д. А. Алиев. (1973). Новые и редкие для флоры Азербайджана виды растений из Малого Кавказа. Уч. зап. Азерб. гос. унив., сер. биол., 2. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Любарская Л. Б. (1963а). К флоре мхов Нуха-Закатальского лесного массива Азербайджана. Изв. АН АзербССР, 2. — Любарская Л. Б. (1963б). Новые и редкие виды во флоре мхов Кавказа. ДАН АзербССР, IX, 4. — Любарская Л. Б. (1967). Несколько новых и редких для Кавказа мхов из Талыша. Изв. АН АзербССР, 5. — Мельничук В. М. (1970). Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. — Савич-Любицкая Л. И. (1952). Флора споровых растений СССР, I. Сфагновые (торфяные) мхи. — Савич-Любицкая Л. И., З. Н. Смирнова. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР.

Азербайджанский государственный университет, г. Баку.

Получено 30 I 1975

УДК 581.543 : 581.526.427 (47)

А. М. Семенова-Тян-Шанская

О СЕЗОННОМ РАЗВИТИИ ТРАВОСТОЕВ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ И ОСТЕПНЕННЫХ ЛУГОВ

A. M. SEMENOVA-TYAN-SHANSKAYA. ON THE SEASONAL DEVELOPMENT OF GRASS STANDS IN MEADOW STEPPES AND STEPPIZATED MEADOWS

Рассматривается связь между формированием структуры травостоев луговых степей и остепненных лугов и поярусным распределением цветоносных побегов аспектирующих растений.

По мере формирования и развития травостоя наблюдается тенденция к поднятию цветоносных побегов на его верхний уровень и углублению корневых систем аспектирующих видов. Поднятие цветоносных побегов обусловлено лучшим световым режимом на верхнем пределе наиболее плотного полога травостоя, а углубление подземных органов связано с иссушением поверхностных слоев почвы.

Изучение смены аспектов — самых ярких проявлений сезонной периодичности в развитии степей и лугов — нельзя отрывать от всех изменений, происходящих в строении их надземной части. Сезонная динамика строения и развития травостоев обусловлена свойством травянистых растений ежегодно проходить определенные этапы развития: возобновление, формирование, старение, отмирание, разрушение надземных и отчасти подземных органов (Борисова, 1972). На лугах и в степях каждый год весной происходит отрастание зеленой надземной массы и заново формируется вертикальная структура травостоев, что выражается в постепенном вычленении определенных подъярусов и пологов, создаваемых генеративными побегами доминирующих видов, образующих красочные аспекты (Попова, 1973).

На примере сезонного развития остепненных лугов и луговых степей в Центрально-Черноземном заповеднике им. В. В. Алехина (где наиболее хорошо изучена смена аспектов в Стрелецкой степи) можно видеть, что каждый аспект образован растениями, принадлежащими к определенным феноритмотипам, располагающими свои цветоносные побеги в верхнем пологе травостоя. Впервые на эту закономерность обратила внимание Г. И. Дохман (1956, 1960, 1968), отметившая четкую приуроченность цветущих растений к определенным ярусам. Так, ранней весной цветущие растения принадлежат самым нижним ярусам (IV и V); в разгар вегетации — в середине июня — основная масса их располагается в верхних (I и II) ярусах и процент цветения снижается к IV ярусу; в начале июля цветут лишь растения II яруса и совершенно нет цветущих видов в нижних ярусах.[1] Поярусное распределение растений во время их цветения Дохман объясняет их эколого-географическими особенностями: в верхних ярусах доминируют степные и лесостепные виды, а в нижних господствуют «лесолуговые растения, способные цвести под прикрытием» (Дохман, 1960 : 59).

Показав очень важную связь распределения цветущих растений с вертикальным строением травостоев, Дохман, однако, не проанализировала эту связь в процессе развития травостоя. Анализ ее четко проведен в работах В. Н. Голубева (1965) и А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1966). Первый автор выделил шесть этапов сезонного развития луговостепных травостоев: от простой одноярусной весенней стадии до «структуры наивысшей сложности» в разгар вегетации, когда в травостое можно выделить до шести ярусов (или пологов), до разрушения всей надземной массы осенью. Семенова-Тян-Шанская (1966), изучая динамику вертикальной структуры этих же луговых степей, отметила огромное значение для их развития накопления мертвых растительных остатков. В начале весны, когда вертикальная структура травостоев проста, основу их надземной массы составляют отмершие остатки растений (ветошь и подстилка), через которые начинают пробиваться молодые зеленые побеги, не превышающие по высоте к началу мая 10 см. В разгар вегетации, в первой половине июня высота травостоев на заповедных участках достигает 140—150, а на сенокосных — около 100 см. В самом приземном слое, на уровне 0—10 см, в это время сосредоточены нижние части всех зеленых побегов и листьев, а также их отмершие остатки (особенно при заповедном режиме). Наибольшее количество зеленых ассимилирующих органов растений располагается на уровне 10—30 см от поверхности почвы. С увеличением высоты травостой постепенно редеет: уменьшаются количество и масса зеленых частей побегов. На самом верхнем уровне в это время доминируют лишь соцветия злаков и генеративные побеги двудольных. По данным климатологов, изучающих фитоклимат и радиационный баланс луговых степей (Ананьева, 1970), в разгар вегетации в их травостое отчетливо выделяются три полога, существенно отличающиеся по оптической плотности. Все составляющие радиационного баланса имеют наибольшие по-

[1] Автор настоящей статьи вслед за Е. М. Лавренко (1959) различает в травяном ярусе пологи, соответствующие самостоятельным ярусам и подъярусам луговедов.

казатели в самом верхнем разреженном пологе, куда проникает больше света. В нижних более плотных пологах эти показатели постепенно уменьшаются. Это повышает интенсивность цветения растений, располагающих свои репродуктивные органы в наиболее освещенном пологе.

Осенью вертикальная структура травостоя снова меняется: зеленые части растений отмирают и основу надземной фитомассы составляют ветошь и подстилка.

Смена аспектов, впервые описанных в 1909 г. для Стрелецкой степи В. В. Алехиным и затем неоднократно изучавшихся другими исследователями, хорошо показана на рисунках, сделанных В. М. Покровской (1940) и вошедших затем во многие учебники.

В последние годы наиболее полно эта смена описана фенологом Центрально-Черноземного заповедника В. С. Жмыховой (1974), выделившей на основании многолетних наблюдений в Стрелецкой степи 18 аспектов.

В приводимой ниже таблице представлена последовательность этих аспектов, название которых дается условно — по цветению доминирующего вида, создающего фон, хотя одновременно с ним цветут и другие виды, также характерные для этой фазы развития травостоя.

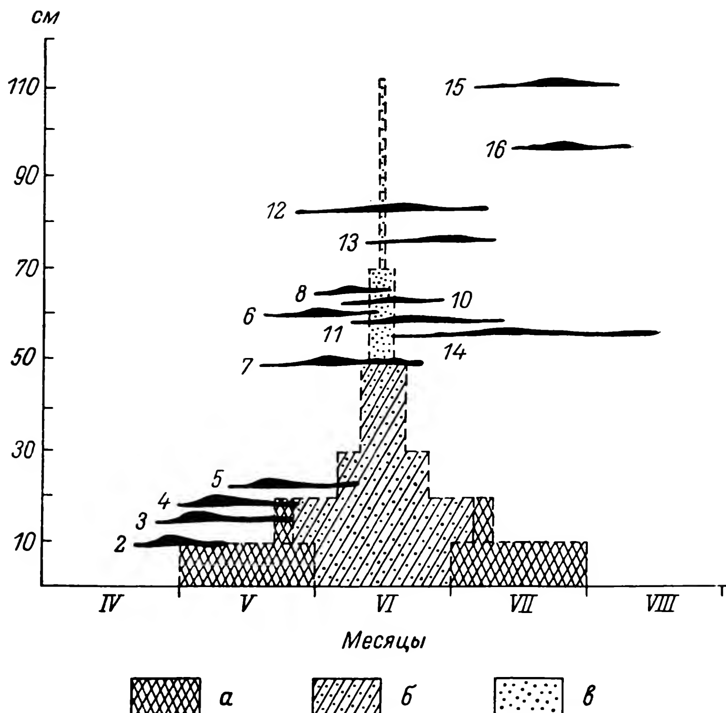
На основании этих материалов мы попытались представить выявленную последовательность в смене цветущих видов, графически сопоставив продолжительность фаз цветения аспектирующих видов с высотным распределением их генеративных побегов (см. рисунок).[2]

На рисунке показано также вертикальное строение надземной массы в разгар вегетации на косимом участке Стрелецкой степи (Семенова-Тян-Шанская, 1966). На графике хорошо выявляются 4 группы аспектов: I — весенних низкорослых растений, у которых цветоносные побеги имеют высоту ниже 10—20 см; II — по цветению раннелетних растений с цветоносами высотой 40—60 см; III — летних, с цветоносами высотой 50—80 см и IV — позднелетних, высокорослых растений с цветоносами высотой от 90 до 100 см. В пределах этих групп прослеживается наложение одного или нескольких аспектов друг на друга, отражающее непрерывность фаз цветения луговой степи.

Дифференциация по высоте аспектирующих видов в сопоставлении с распределением надземной массы травостоев показала, что ранневесенние растения располагают свои цветоносные побеги на верхнем пологе травостоя, образованного в это время полегшей ветошью и подстилкой, сквозь которые прорастают новые зеленые побеги. Характерной особенностью многих из перечисленных в таблице весенних растений (сон-трава, горицвет) является то, что их генеративные побеги развиваются раньше листьев и в начале цветения еще укорочены. Генеративные побеги тянутся вверх и растут вместе с вегетативными побегами, поэтому цветки этих же видов, позднее распустившиеся, расположены на более длинных цветоносах, также находящихся в верхнем пологе уже значительно подросшего травостоя. Период их цветения совпадает с весенней фазой развития луговых степей и остепненных лугов и продолжается с конца апреля до начала—середины мая.

Вторая группа — раннелетние аспекты — приурочена к весенне-летней и летней фазам луговых степей и остепненных лугов (конец мая—середина июня), т. е. к периодам наиболее интенсивного формирования зеленой массы и вертикальной структуры травостоя. Генеративные побеги аспектирующих в это время видов располагаются над основным, самым плотным слоем зеленой массы на уровне от 50 до 85 см. Большинство цветущих в этот период растений относится к безрозеточным и полурозеточным формам. В самом верхнем, наиболее разреженном пологе травостоя, в котором густота стояния и количество зеленых частей резко снижаются, располагаются цветоносы наиболее высоких растений —

[2] График составлен по данным Дохман (1956, 1960), Голубева (1965) и Жмыховой (1974).



Продолжительность аспектов и распределения цветоносных побегов по высоте в Стрелецкой степи.

Весенние аспекты: *2* — сон-трава, *3* — горицвет, *4* — первоцвет, *5* — незабудка; раннелетние аспекты: *6* — валериана, *7* — шалфей, *8* — ковыль перистый; летние аспекты: *10* — таволга, *11* — нивяник, *12* — эспарцет, *13* — костер прямой, *14* — подмаренник; позднелетние аспекты: *15* — живокость, *16* — чемерица.
а — отмершие остатки, *б* — наиболее плотный полог, *в* — разреженный полог в травостое (показано условно на фоне строения травостоя в разгар вегетации в середине июня).

метелки *Bromus riparius*, *Onobrychis arenaria* и др. Они перекрывают полог более низких растений, например *Leucanthemum vulgare*, *Galium verum* и других видов, цветущих с конца июня до середины июля. В это время смена аспектов происходит чрезвычайно быстро, и к концу июля массовое цветение почти кончается. Осенние аспекты, образованные такими высокорослыми видами, как *Delphinium cuneatum* и *Veratrum nigrum*, достигающими 80—100 см, приурочены к концу июля—началу августа, когда наблюдается спад цветения. На косимых участках в это время уже все скошено и начинается отрастание отавы, поэтому цветение их можно наблюдать только на заповедных или временно некосимых участках.

Таким образом, анализ ритмики цветения выявил определенную тенденцию к локализации генеративных органов в верхних пологах травостоев. Помимо более сильной освещенности в верхнем пологе травостоя, большое значение имеет также и более сильная продуваемость, что особенно важно для ветроопыляемых растений. Скорость ветра, по данным Л. М. Ананьевой (1970), здесь значительно выше, чем внутри травостоя; естественно, что анемофильные растения располагают свои репродуктивные органы в этом пологе. Видимо, и для опыления энтомофильных растений разреженный полог травостоя также более благоприятен, так как цветки их здесь более заметны для насекомых. Поэтому виды, образующие каждый новый аспект, располагают свои цветки и соцветия на определенных, только им свойственных высотных уровнях, так чтобы они были бы приурочены к верхней, наиболее разреженной, более освещенной, лучше продуваемой и хорошо просматриваемой части травостоя — в его верхнем пологе.

Выявляется также определенная закономерность и в распределении подземных органов у аспектирующих видов. Еще В. Н. Голубев (1962)

Аспекты Стрелецкой степи

№ п/п	Аспекты	Сроки цветения аспектирующих видов	Средняя высота растений, см	Сопутствующие виды аспектирующих видов
1	Ранневесенний (аспектирующих видов нет)	Начало—середина апреля	—	—
2	Сон-трава *Pulsatilla patens*	20—26 IV—10 V	Вначале 5—10	*Draba sibirica*, *Carex humilis*, *Gagea erubescens*, *Viola hirta*, *V. rupestris*
3	Горицвет *Adonis vernalis*	23 IV—2—24 V	13	*Hyacinthella leucophaea*, *Potentilla humifusa*, *Draba nemorosa*
4	Первоцвет *Primula veris*	1—11—26 V	15—19	*Taraxacum officinale*, *Potentilla alba*, *Carex michelii*
5	Незабудка * *Myosotis suaveolens*	12—22 V—9 VI	15—17	*Veronica prostrata*, *Orobus pannonicus*, *Anemone silvestris*, *Centaurea marschalliana*
6	Валериана *Valeriana rossica*	25 V—1—15 VI	40—60	*Plantago media*, *Ajuga genevensis*, *Ranunculus polyanthemus* — Начинают выходить в трубку злаки
7	Шалфей *Salvia pratensis*	24 V—4—21 VI	50—60	*Jurinea arachnoidea*, *Scorzonera purpurea*, *Linum perenne*, *Helictotrichon pubescens*
8	Ковыль *Stipa pennata*	2—6 VI—13 VI	66—70	*Poa angustifolia*, *Silene nutans*, *Campanula patula*, *Asperula tinctoria*
9	Пестрый многокрасочный	10—15 VI	66—70	*Echium rubrum*, *Festuca sulcata*, *Trifolium alpestre* и др.
10	Таволга *Filipendula hexapetala*	7—14—27 VI	66—70	*Galium boreale*, *Rhinanthus major*
11	Нивяник *Leucanthemum vulgare*	8—18 VI—11 VII	50—60	*Inula hirta*, *Koeleria gracilis*
12	Эспарцет *Onobrychis arenaria*	2—16 VI—8 VII	80—85	*Koeleria gracilis*
13	Костер *Bromus riparius*	11—16 VI—10 VII	70—80	*Helictotrichon schellianum*
14	Подмаренник *Galium verum*	17—27 VI—16 VIII	50—60	*Serratula heterophylla*, *Agrostis syreistschikowii*, *Phleum phleoides*, *Thalictrum minus*, *Bromus inermis*
15	Живокость *Delphinium cuneatum*	6—16 VII—6 VIII	100—110	*Agropyron intermedium*, *Peucedanum oreoselinum*, *Veronica incana*, *Calamagrostis epigeios*
16	Чемерица *Veratrum nigrum*	16—25 VII—1 VIII	80—100	*Allium oleraceum*, *Odontites serotina*
17	Осенний (аспектирующих видов нет)	Август—сентябрь	90—100	Все виды плодоносят и в массе отмирают

* Между аспектом первоцвета и незабудки 15—20 V намечается очень короткая и пестрая фаза, когда доцветают ранневесенние виды и зацветают раннелетние. Жмыхова (19[illegible]4) выделяет ее в особый аспект.

обратил внимание на то, что у раннецветущих весенних растений подземные органы располагаются в поверхностных слоях почвы, а у поздноцветущих — в более глубоких горизонтах. Материалы исследователей, которые изучали распределение массы подземных органов в Стрелецкой степи (Шалыт, 1950; Зозулин, 1959; Афанасьева, 1966; Семенова-Тян-Шанская, 1966), свидетельствуют о том, что основная масса сосущих корней у розеточных, цветущих ранней весной растений сосредоточена в самых верхних горизонтах почвы — от 0 до 20—25 см. У растений, цветущих летом, корни располагаются на глубине от 30 до 60 см и могут проникать на еще бóльшую глубину — до 100—120 см и более. Позднелетние по времени цветения виды обладают наиболее глубоко проникающими в почву корнями. Таким образом, выявляется тенденция проникновения корней по мере развития травостоев в более глубокие горизонты почвы; однако этот вывод нуждается в подтверждении более точными дан-

ными о распределении подземных органов у разных видов. Предварительные материалы по динамике корневых систем, собранные Хоанг Тьюнгом (1974) и еще не полностью опубликованные, подтверждают это заключение. Косвенным доказательством правильности этого положения являются материалы по изучению водного режима мощных черноземов; показано, что в течение вегетационного периода происходит постепенное иссушение почвенной толщи (Афанасьева, 1966; Коковина, 1972). В разные по погодным условиям годы этот процесс протекает различно и зависит не только от количества выпадающих осадков и весеннего промачивания почвы, но и от расхода почвенной влаги на транспирацию по мере нарастания надземной массы растений. Весной запас воды в почвенной толще достаточен для развития всех растений. Ранневесенние аспекты всегда являются более стабильными, так как растения, их образующие, черпают воду из самых верхних, быстрее и лучше прогреваемых слоев почвы. По мере нарастания надземной массы и повышения температуры воздуха уже к началу лета запасы почвенной влаги уменьшаются, особенно в верхних почвенных горизонтах, и выпадающие осадки часто не в состоянии восполнить их. Поэтому растения летнего и осеннего циклов цветения вынуждены черпать влагу из более глубоких горизонтов почвы.

Следовательно, можно думать, что каждому аспекту соответствует определенное расположение не только надземных, но и подземных органов доминирующих растений, т. е. каждому растению, образующему аспект, свойственна определенная экологическая ниша, характеризующаяся условиями освещения в надземной части травостоя и увлажнения в его подземной части.

Самый динамичный период развития остепненных лугов и луговых степей — конец весны—начало лета (Шенников, 1939) — характеризуется массовым цветением многих видов, генеративные побеги которых располагаются не только в самом верхнем, но и в среднем подъярусах травостоя, образуя несколько пологов. Основная масса зеленых побегов сосредоточена в это время в средних слоях травостоев на высоте 30—35 см, где располагается основная масса листьев и вегетативных побегов большинства видов растений. Генеративные же побеги аспектирующих видов подымаются выше и образуют верхний полог, не создавая при этом сильно сомкнутых травостоев; поэтому в период наивысшего развития травостоя можно различать два или три полога цветоносных побегов растений, образующих частные аспекты (Борисова, 1972). Эта наиболее красочная фаза, или стадия, развития лугов очень коротка, особенно при сенокосном режиме (Семенова-Тян-Шанская, 1966).

Луговые степи и остепненные луга, у которых отсутствует летняя пауза в развитии растений, характеризуются одновершинными кривыми цветения. Весеннее поднятие этих кривых и постепенное падение их к концу лета отражают растянутость периода начала цветения весной и постепенное затухание его осенью.

В зависимости от колебаний погодных условий в разные годы сдвигаются календарные сроки всех фаз развития, меняются темпы и интенсивность цветения растений. Некоторые виды не цветут или не образуют аспекта. Изменяется также продуктивность зеленой массы травостоев, однако сохраняется очередность цветения разных видов, так же как и тенденция цветоносных побегов к концентрации в верхнем пологе травостоев.

Дальнейшие исследования должны включать изучение не только феноритмотипов и жизненных форм растений, слагающих аспекты, но и формирование структуры травостоев, а также факторов внешней среды: режима влажности почв, условий освещенности и термического режима внутри травостоев.

ЛИТЕРАТУРА

А л е х и н В. В. (1909). Очерк растительности и ее последовательной смены на участке Стрелецкой степи под Курском. Тр. СПб. общ. естествоисп., 40, 1. — А н а н ь е в а Л. М. (1970). Тепловой баланс как фактор фитоклимата некоторых типов травянистых растений. Автореф. канд. дисс. — А ф а н а с ь е в а Е. А. (1966). Черноземы Средне-Русской возвышенности. — Б о р и с о в а И. В. (1972). Сезонная динамика растительного сообщества. Полевая геоботаника, 4. — Г о л у б е в В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи. Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповедн., 7. — Г о л у б е в В. Н. (1965). Эколого-биоморфологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. — Д о х м а н Г. И. (1956). Опыт фитоценологической трактовки генезиса северных степей. В кн.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Д о х м а н Г. И. (1960). К аналитическому изучению структуры фитоценозов северной (луговой) степи. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., 6. — Д о х м а н Г. И. (1968). Лесостепь европейской части СССР. — Ж м ы х о в а В. С. (1974). Смена аспективных картин Стрелецкой степи при косимом и некосимом режиме заповедности. В кн.: Биогеография и народное хозяйство (тезисы докладов). — З о з у л и н Г. М. (1959). Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Средне-Русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., 5. — К о к о в и н а Т. П. (1972). Водный режим мощных черноземов под сельскохозяйственными культурами и целинными травостоями. В кн.: Биогеографическое и ландшафтное изучение лесостепи. — Л а в р е н к о Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Полевая геоботаника, 1. — П о к р о в с к а я В. М. (1940). Стрелецкая степь в аспективных картинах. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., 1.— П о п о в а Т. А. (1973). Структура травостоя, ее сезонная и разногодичная динамика в пустынных степях Северной Гоби (МНР). Тезисы доклад. V делегатск. съезда ВБО, Киев.— С е м е н о в а-Т я н-Ш а н с к а я А. М. (1966). Динамика степной растительности. — Х о а н г Т ь ю н г. (1974). Структура и продуктивность надземной и подземной части лугово-степного фитоценоза. Автореф. канд. дисс. — Ш а л ы т М. С. (1950). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. 1. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, вып. 6. — Ш е н н и к о в А. П. (1938). Луговая растительность СССР. Растительность СССР, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 III 1975.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941(100) (094.4) 58 : 001.4

В. П. Бочанцев

ЗАМЕЧАНИЯ О «МЕЖДУНАРОДНОМ КОДЕКСЕ БОТАНИЧЕСКОЙ НОМЕНКЛАТУРЫ»

V. P. BOTSCHANTZEV. (A REVIEW). SOME REMARKS ON THE «INTERNATIONAL CODE OF BOTANICAL NOMENCLATURE»

В соответствии со ст. 46 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (1972) непременной составляющей правильного научного названия любой таксономической единицы является фамилия автора этого названия (например, *Salsola sogdiana* Bunge).

С давних пор стало традиционным сохранять то написание латинскими буквами фамилии автора названия таксона, которое он избрал себе сам. Однако в последнее время предпринимаются попытки транслитерировать на английский лад фамилии преимущественно советских авторов названий таксонов. Наиболее показательна в этом плане вышедшая в 1974 г. библиография «The Kew Record of Taxonomic Literature 1971», где фамилии авторов не только в библиографических описаниях, но и при названиях таксонов написаны следующим образом: Vasil'chenko, Yurtsev, Lipshits, Cherneva и т. д. вместо уже давно принятого этими авторами и вошедшего в литературу написания фамилий: Vassilczenko, Jurtzev, Lipschitz, Tsherneva. В рецензии Д. В. Лебедева на указанную книгу отмечена нежелательность этого новшества (Бот. ж., 1975, 60, 3 : 456—458).

Как выяснилось во время заседаний Номенклатурной секции XII Международного ботанического конгресса, у организаторов этого начинания еще более широкие планы: они хотят унифицировать транслитерацию на английский лад не только фамилий, но и всех собственных имен (употребляемых для названий растений), взятых из тех языков, письменность которых основана не на латинской графике (кириллица, иероглифы и т. д.).

Мне понятно стремление составителей рассматриваемой библиографии упростить чтение наших в общем-то довольно трудно произносимых для других народов фамилий. Но они не хотят считаться с другим — фамилии авторов из народов, письменность которых основана на латинской графике, очень часто для нас также трудно читаемы, тем не менее мы не пишем их на свой лад при названиях таксонов. Да и вообще очень многие фамилии авторов любой национальности часто неправильно читаются другими народами. Поэтому если переходить на близкое к фонетическому способу написание фамилий, то такая реформа должна относиться в одинаковой мере к фамилиям авторов всех национальностей. Вот несколько фамилий западноевропейских авторов, транслитерированных для единообразия тем же английским способом: Buas'e, Khedzh, Myuller, Dvorzhak, Mac Cormic, Uormsli вместо традиционного их написания: Boissier, Hedge, Müller, Dvořak, Mc Cormick, Wormsley.

Все это, по моему мнению, неприемлемо, так как фамилия автора, написанная латинскими буквами тем или иным способом, именно в том начертании, которое он сам избрал, нередко употреблялась десятки лет, она часто связана с названиями множества таксонов и менять ее написание бессмысленно, так как это нарушит преемственность, затруднит работу ботаников и библиографов.

Помимо того, известно множество таксонов, названия которых происходят от собственных имен (от фамилий и имен людей, от названий географических пунктов и т. д.). Они транслитерированы самыми разнообразными способами (на французский, немецкий, английский и другой манер). Подходя с той же меркой, с какой подошли к фамилиям наших ученых в Англии, нужно подобные названия таксонов также унифицировать. Представляю, какую это вызовет невообразимую путаницу в ботанике.

На конгрессе было высказано пожелание, чтобы предложенную транслитерацию ввели с какой-либо определенной даты, а все сделанное до нее оставили в прежнем виде. Такое предложение также неприемлемо, и вот почему. Например, ботаник писал свою фамилию одним способом, а после этой даты будет писать ее по-другому. Кто в этом впоследствии сможет разобраться?

Я попытался добиться в Номенклатурной секции XII Международного ботанического конгресса в Ленинграде включения в «Международный кодекс ботанической

номенклатуры» положения о сохранении за автором права писать свою фамилию латинскими буквами при названии таксона так, как он найдет ее нужным транслитерировать. Мое предложение, к сожалению, не было принято, и рассмотрение вопроса о транслитерации было отложено до следующего конгресса.

Я убежден, что способ транслитерации фамилии латинскими буквами — личное дело каждого ученого, внутреннее дело любого народа и никто не имеет права насильно навязывать другим свою точку зрения по этому вопросу.

Я считаю, что иное решение вопроса, а не сохранение традиций в транслитерации фамилий авторов названий таксонов, будет, с одной стороны, дискриминационным (если оно коснется фамилий авторов не всех национальностей), с другой стороны усложнит и так достаточно запутанные вопросы номенклатуры.

На последнем обстоятельстве мне хочется остановиться особо.

«Международный кодекс ботанической номенклатуры» по идее предназначен для унификации действий систематиков и для облегчения их работы. Чтобы соответствовать этим задачам, он должен быть максимально четким, простым и удобным для пользования. Таким он и был первоначально, а в настоящее время, по моему мнению, превратился в свою противоположность. Современный «Кодекс» невероятно сложен и позволяет иногда трактовать один и тот же вопрос по-разному. Другими словами, он теперь не облегчает, а зачастую существенно затрудняет работу систематиков.

Все это произошло, я думаю, в основном потому, что за рубежом возникла особая профессия специалистов по номенклатуре растений, которые в своем большинстве уже не имеют прямого отношения к практической систематике. Они и занимаются перекраиванием «Кодекса» на каждом международном ботаническом конгрессе, сумев обеспечить себе для этой цели большинство голосов в Номенклатурной секции. Такое распределение голосов между делегациями вызывает недоумение. Ведь если посчитать советских систематиков высших и низших растений, палеоботаников, а также организации, где эти люди работают, то их число будет неизмеримо большим, чем число таких же ученых и организаций в других странах (в частности, в США или Англии и, может быть, даже большим, чем в них обеих вместе взятых). Для того чтобы в дальнейшем обеспечить бо́льшую объективность решений, в Номенклатурной секции, видимо, настала пора перейти на другую систему голосования, при которой все национальные делегации будут иметь равное число голосов.

Помимо того, мне кажется, необходимо составить новый «Международный кодекс ботанической номенклатуры», который следует изложить понятным для всех языком, сделать простым для пользования и допускающим только однозначное решение любого вопроса. Само собой разумеется, что в новый «Кодекс» должно быть взято из старого все разумное. Его составление и совершенствование нужно поручить ботаникам-систематикам, а не профессиональным специалистам по номенклатуре.

Для прогресса науки совершенно не нужна номенклатурная казуистика, а жизненно необходим простой, логичный «Кодекс», который способствовал бы успешному труду систематиков.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 VIII 1975.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.852

С. Ю. Турдиев, Р. В. Седых, В. Т. Эрихман. Кактусы. Издание 2-е, переработанное и дополненное. Изд. «Кайнар», Алма-Ата, 1974 : 1—272 с 265 илл. Тираж 150 000 экз. Цена 99 коп.

S. A. ARYSTANGALIEV. *S. YU. TURDIEV, R. V. SEDYKH, V. T. ERIKHMAN.* CACTUSES. SECOND EDITION, REVISED AND COMPLEMENTED. 1974

Первое издание этой книги (изд. «Кайнар», Алма-Ата, 1970, 252 стр. Тир. 31 400 экз.), посвященной одной из интереснейших групп растений — кактусам, имело большой успех у массового читателя, особенно у любителей «малого» цветоводства. Второе издание дополнено новыми полезными сведениями и рекомендациями, собственными данными его авторов, что позволяет считать книгу справочным пособием и практическим руководством по культуре кактусов.

Книга состоит из введения (стр. 3—10), общей (стр. 11—72) и специальной (стр. 73—269) частей. Общая часть содержит сведения об условиях произрастания кактусов в природе — на их родине, об охране редких и исчезающих видов, расселении их в Европе, о странах Средиземноморья, о создании обществ кактусистов, об известных путешественниках — собирателях этих замечательных растений. Доступно изложены данные о биологических особенностях, систематике, географии и полезных свойствах кактусов. Издатели научно-популярной литературы нередко избегают специальных терминов, латинских названий и т. д., что, несомненно, снижает научную ценность издания. В данную книгу авторы включили латинские названия растений; отмечается, что

собирание коллекций кактусов, которое было начато Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР, в настоящее время получило широкое развитие, охватив все ботанические сады и многочисленные общества кактусистов. Наиболее значительные коллекции кактусов находятся в ботанических садах Ленинграда, Москвы и Киева. В Центральном ботаническом саду Академии наук Казахской ССР (Алма-Ата) коллекция насчитывает около 500 видов. Созданный десять лет назад клуб алмаатинских кактусистов «Астрофитум» объединяет уже несколько сот членов. На базе этого клуба в настоящее время при Казахском обществе охраны природы организовано «Республиканское объединение любителей кактусов». Коллекции растений у некоторых любителей насчитывают до 300 видов. Члены клуба проводят большую научно-методическую работу, пропагандируя среди населения культуру кактусов.

В специальной части приведены советы, как коллекционировать кактусы, как определить их названия, даны рекомендации по их культуре. В книге помещены описания 236 наиболее декоративных видов и форм кактусов с их рисунками из книги В. Хаге (W. H a a g e. Freude mit kakteen, 1957), приводятся календарь кактусовода применительно к климатическим условиям южной части Казахстана, рекомендации по уходу за кактусами по сезонам года, адреса ботанических садов СССР, словарь латинских названий кактусов и перечень основной литературы. Значительный интерес представляют сведения о декоративных суккулентных растениях, произрастающих на территории Казахстана.

Книга не лишена и некоторых пробелов. При рекомендации для коллекций некоторых дикорастущих видов авторам следовало бы высказаться в пользу охраны многих редких растений, особенно видов седума, радиолы и др. Имея большой материал и достаточный опыт, авторы могли бы подробно осветить интересные вопросы конвергенции, столь яркой и удивительной среди суккулентов.

Фотографии и рисунки растений, которыми иллюстрирована книга, дают о них некоторые представления, однако цветных изображений мало, а несколько цветных фотографий, помещенных на вклейках, выполнены недостаточно хорошо. В книге допущены опечатки в латинских и русских названиях растений. При латинских названиях растений не указаны авторы (стр. 46, 51, 114—117, 230—231 и т. д.), встречаются неточные утверждения вроде: «колючки необходимы растениям пустыни для защиты от животных» (стр. 37) и др.

Отмеченные недостатки отнюдь не умаляют ценности этой полезной и занимательно написанной книги, выход в свет которой, несомненно, следует приветствовать.

С. А. Арыстангалиев.

Институт ботаники
АН КазССР,
г. Алма-Ата.

Получено 24 II 1975

ХРОНИКА

УДК 061.75 : 58.006 (470.323)

А. М. Краснитский

ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОМУ ЗАПОВЕДНИКУ ИМЕНИ ПРОФЕССОРА В. В. АЛЕХИНА 40 ЛЕТ

A. M. KRASNITSKY. FORTY YEARS OF THE CENTRAL-CHERNOZEM RESERVATION NAMED AFTER PROFESSOR V. V. ALYOKHIN

Центрально-Черноземный заповедник широко известен. Это единственный заповедник в Европейской лесостепи, в котором охраняются целинные мощные черноземы с разнотравной лугово-степной растительностью и дубравы.

Сохранность степной целины заповедника обусловлена историческими причинами. Необходимость охраны южных рубежей Московской Руси потребовала создания Белгородской оборонительной черты (XVI—XVII вв.) и укрепления расположенных на этих рубежах гарнизонов, в число которых входил Курский. За Стрелецкой и Казацкой слободами Курска в конце XVI в. были закреплены земельные угодья, позже получившие название Стрелецкой и Казацкой степей, составивших основу заповедной территории. Площадь современного Ямского участка заповедника входила в состав земель, пожалованных Ямской слободе г. Старого Оскола (Белгородская область). Документальный анализ исторических источников, предпринятый А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1966), показал, что на протяжении исторического периода степи заповедника не распахивались и хозяйственное использование их ограничивалось исключительно сенокошением и выпасом скота.

История создания заповедника, как и вся история заповедного природоохранного дела, имеет глубокие социально-экономические корни. Эпоха бурного развития капитализма в России характеризовалась уничтожением природных богатств страны, в частности в лесостепной и степной зонах — в результате непродуманной вырубки почвозащитных и водоохранных дубрав и экстенсивного земледелия, связанного с распашкой обширных степных пространств. Отрицательные последствия распашки в виде засух и неурожаев послужили стимулом к проведению специальных исследований черноземной зоны России, которые возглавил В. В. Докучаев. На основе наблюдений, сделанных во время многочисленных экспедиций, у него возникла мысль о создании степных заповедников. Эта идея Докучаева (1895) значительно опередила взгляды научной общественности того времени на цели и задачи заповедников. Он видел будущее заповедников не только в сохранении обитателей степи — растений и животных, но также рассматривал их как природные лаборатории, в которых необходимо вести систематическое комплексное изучение процессов в системе почва—растительность—животные.

Особая заслуга в создании Центрально-Черноземного заповедника принадлежит В. В. Алехину. Он впервые открыл для науки своеобразную растительность Стрелецкой и Казацкой степей под Курском (Алехин, 1908, 1910), обосновал идею их заповедания (Белоусова, 1960) и приложил много усилий к организации заповедника. В течение ряда лет (1908—1934) Алехин опубликовал серию статей, в которых доказывал необходимость заповедания Стрелецкой, Казацкой и Ямской степей, поддерживал тесную связь с Курским губернским земельным и плановым отделами.

Октябрьская социалистическая революция и ленинский курс на создание государственной сети заповедников страны создали реальные предпосылки организации Центрально-Черноземного заповедника. Труд Алехина нашел полную поддержку академика Н. М. Кулагина — председателя Государственного комитета по охране природы и П. Г. Смидовича — старого большевика, председателя Комитета по заповедникам (см. Труды 1-го Всероссийского съезда по охране природы, 1930; Труды Всесоюзного съезда по охране природы, 1935). Значительным был вклад в организацию заповедника молодых ботаников Н. А. Прозоровского (впоследствии профессора Московского университета) и Н. Ф. Комарова (сотрудника Воронежского университета, а затем Ботанического института АН СССР).

Наркомпросу РСФСР поручалось в порядке осуществления пятилетнего плана развития народного хозяйства организовать и оформить степной черноземный заповедник общегосударственного значения площадью 10 тыс. га; 5 VII того же года Прези-

диум Центрально-Черноземного облисполкома объявил полными заповедниками местного значения целый ряд степных участков,[2] среди которых указаны Ямская (50 га) и Казацкая (100 га) степи. Каждому из них придавались площади с частичным заповеданием по 500 га каждому. Этим же постановлением запрещалась распашка целины Стрелецкой степи и рубка леса в примыкающих к ней дубравах. К сожалению, эти постановления не были реализованы (см. Труды 1-го Всесоюзного съезда по охране природы), если не считать организацию заповедного участка площадью 20 га местного значения на территории Ямской степи (Прозоровский, 1960). Окончательным актом, определившим создание Центрально-Черноземного заповедника, явилось включение в состав заповедника Стрелецкой (2000 га), Казацкой (1200 га), Ямской (500 га) и Хреновской степей (836.4 га). С 7 VI по 24 VIII 1935 г. первый директор заповедника, ученик В. В. Алехина — Н. А. Прозоровский установил на месте границы первых трех участков (Прозоровский, 1960). В 1936 г. из состава заповедника была исключена Хреновская степь (Воронежская область), в 1937 г. к заповеднику присоединены участки дубрав (Казацкий, Дуброшина, Соловьятник, Дедов Веселый) общей площадью 956 га, а в 1940 г. Ямской участок расширяется на 18 га за счет прирезки мелового кургана. В 1947 г. к Казацкому участку была присоединена залежь Дальнее поле (267 га). В 1969 г. в состав заповедника были включены два новых участка — Баркаловка и Букреевы Бармы (Краснитский, 1971).

Баркаловка и Букреевы Бармы являются классическими местообитаниями растений меловой флоры Средне-Русской возвышенности, широко известными под названием «сниженные альпы». За счет этих участков список флоры высших растений заповедника пополнился 60 видами, в числе которых такие реликты, как *Daphne juliae* (включен в «Красную книгу»), *Dendranthema zawadskii*, *Schiverecкia podolica* и ряд других.

В год 40-летия коллектив заповедника отметил 64-летие напряженной планомерной научно-исследовательской работы, которая проводилась на его территории. Начальный этап этой работы (1907—1941) характеризовался первичным изучением его флоры, растительности, почв и отчасти рельефа (Труды Центрально-Черноземного госзаповедника, т. 1, 1940).

Прерванная в 1941 г. работа в связи с оккупацией территории фашистскими захватчиками сразу же возобновилась после их изгнания в 1943 г. К 1949 г. были восстановлены полностью уничтоженная материальная база (лаборатория, жилой фонд, научные объекты и др.) и объем довоенных исследований в заповеднике. В этот период значительно расширилось изучение природного заповедного комплекса. К 1956 г. в заповеднике было широко развернуто исследование процессов, протекающих в природных биогеоценозах, — водного, газового режима и баланса азота в целинных черноземах, изучение фенологии, морфологии, фитоценологии и истории растительности.

В 1956 г. по инициативе Почвенного института им. В. В. Докучаева и при активном участии Ботанического института АН СССР, Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, Института биохимии и аналитической химии АН СССР, биологических кафедр Московского, Ленинградского, Воронежского и Ростовского университетов, Воронежского лесотехнического, Курского и Ульяновского педагогических, а также других институтов в заповеднике начался период комплексного изучения биогеоценозов.

В 1962 г. участники этих работ — Почвенный институт им. В. В. Докучаева и Институт географии АН СССР — развернули на базе заповедника комплексные стационары, в сферу исследований которых были вовлечены поля Курской опытной сельскохозяйственной станции.

Общий список научных работ заповедника включает в себя 511 публикаций, полностью или частично построенных на материалах изучения этого лесостепного эталона; больше половины их (260) опубликованы в последние 10 лет. Около 25% публикаций (125) принадлежат штатным сотрудникам заповедника. Ведущее место в списке опубликованных работ занимают работы ботанической тематики (205 статей и монографий).

В заповеднике постоянно работает 10 научных сотрудников, из которых пять занято изучением флоры и растительности. Составлен список флоры для всех участков заповедника, которая насчитывает 866 видов сосудистых растений, в их числе 16 реликтов меловой свиты растительности. Для Стрелецкого участка опубликованы (Утехин, 1965) материалы по флоре мхов. Систематический гербарий заповедника насчитывает 7000 листов. В условиях заповедника охраняется около 60% флоры, свойственной Центрально-Черноземной области, организованы специальные наблюдения за редкими и исчезающими видами.

Геоботанические исследования в заповеднике носят стационарный характер. Составлены крупномасштабные геоботанические карты Стрелецкого и Казацкого участков, а также карта 36-гектарного участка меловой растительности Букреевых Барм. В условиях некосимого и косимого режимов на постоянных участках ведутся систематические исследования сезонного развития травостоя. Заложено 17 постоянных лесных пробных площадей, на которых изучается ход динамических процессов в дубравах: отпад, опад, естественное возобновление и напочвенный покров.

Почти 30 лет в заповеднике ведутся непрерывные фенологические наблюдения, которыми охвачено около 200 видов растений, в том числе 34 вида деревьев и кустарников. В цикле фенологических наблюдений представлены типичные ассоциации, ва-

---

[2] Газета «Коммуна» № 179, 25 июля 1930 г.

рианты некосимого, косимого и пастбищного режимов степи. Продолжаются наблюдения за сменой аспектов растительности, описанные впервые В. В. Алехиным. В последние годы начато изучение микофлоры заповедника. Ботанические исследования тесно увязаны с генеральной темой «Изучение процессов, протекающих в природном комплексе заповедника», осуществляемой по программе «Летопись природы». При разработке этой темы важное значение придается изучению физико-химических свойств черноземов (водный и температурный режимы, содержание гумуса, фосфора, азота, кальция и др.) под различной растительностью и при различных режимах использования. Зоологи заповедника заняты инвентаризацией животного населения и изучением динамики численности основных представителей фауны природного комплекса. В заповеднике ведутся метеорологические наблюдения по программе метеостанций II разряда.

Заповедником издано 11 выпусков «Трудов» общим объемом 219 печатных листов. Ежегодно в заповеднике проводят исследования более 100 научных работников и аспирантов, представляющих от 20 до 26 научно-исследовательских организаций. Среди них наиболее широко представлены работы Института географии АН СССР, на экспериментальной базе которого разрабатывается тема «Биофизика и биохимия ландшафта (функциональная структура природных и полевых экосистем, разработка моделей природных и природно-технических экосистем)».

Исследования на территории заповедника дали материалы для 41 защищенных диссертаций (в том числе 9 докторских), из которых 18 относятся к ботаническому циклу (5 докторских).

Исследования в заповеднике входили в «Международную биологическую программу», а теперь включены в программу «Человек и биосфера». Заповедник пользуется неизменным вниманием зарубежных биологов: участники многих международных конгрессов совершают экскурсии по его территории.

Тысячи студентов университетов и других высших учебных заведений ежегодно проходят учебную практику в заповеднике. Всего за последние 10 лет заповедник посетило 11.5 тысяч студентов. При этом в заповеднике существуют строгие требования к проведению практики: допускается лишь общая демонстрация объектов природы, совершенно не допускаются сбор гербария, отлов животных, взятие почвенных образцов и т. п. Доступ экскурсантов ограничен и подчинен строгим правилам. Общее число посетителей не более 3—3.5 тыс. человек в год. Посетители осматривают организованный в 1969 г. на центральной усадьбе Музей природы, районы смотровых площадок в степи и дубравах под руководством и в сопровождении научных сотрудников заповедника.

Задачи, стоящие перед заповедником, все более усложняются. Выполняя свои основные функции в качестве резервата генофонда флоры и фауны, эталона лесостепного природного комплекса и мониторинга, он ограничен небольшой площадью (4.9 тыс. га) и находится в тесном окружении территорий, где развито сельское хозяйство и бурно развивается промышленность. В связи с этим коллектив заповедника сталкивается с целым рядом трудно разрешимых проблем. Несмотря на существующую вокруг участков заповедника охранную зону (площадью 6.1 тыс. га), где введены ограничения в ее хозяйственном использовании, территории Казацкого и особенно Стрелецкого участков испытывают ряд неблагоприятных воздействий, угрожающих сохранности уникального фрагмента целины Русской равнины. Это и задымление атмосферы, и последствия примыкания животноводческих объектов к границам участков, соседство и пролегание на их территории дорог общего пользования. Этому вопросу были посвящены три статьи: в «Комсомольской правде» (Краснитский и др., 1974) и в «Правде» (Фомин, 1972; Гаврилов, 1975). Однако указанные проблемы остаются пока не разрешенными. В последние годы возникла угроза существованию Ямского участка вследствие подтопления его водами хвостохранилища Лебединского горно-обогатительного комбината и запыления выбросами Старооскольского цементного завода.

Выдающееся научное и культурное значение Центрально-Черноземного заповедника делает необходимым принятие кардинальных мер для улучшения охраны этого природного комплекса.

С каждым годом заповедные участки лесостепи приобретают все большую ценность и по праву являются национальной гордостью нашей страны.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1908). Очерк растительности и ее последовательной смены на участке Стрелецкая степь под Курском. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., XL, отд. бот., 1.—Алехин В. В. (1910). Казацкая степь Курского уезда в связи с окружающей растительностью. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., XLI, отд. бот., 3. — Белоусова Л. С. (1960). Из истории памятников природы России. Бюлл. «Охрана природы и заповедное дело в СССР», 6. — Гаврилов Л. (1975). Цветок назвали Юлией. «Правда», 16 октября. — Докучаев В. В. (1895). Труды экспедиции, снаряженной Лесным департаментом под руководством профессора Докучаева. — Краснитский А. М. (1971). Новые участки Центрально-Черноземного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина. Бот. ж., 56, 5. — Краснитский А., В. Рябов, А. Мещеряков, А. Семенова-Тян-Шанская, Л. Ананьева. (1974). Заповедник задыхается. «Комсомольская правда», 1 декабря. — Прозоровский Н. А. (1960). К истории организации Центрально-

Черноземного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина. Тр. Центр. Черноземн. гос. заповедн., VI. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. — Утехин В. В. (1965). Материалы по флоре мхов Центр.-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн. им. проф. В. В. Алехина, IX. — Фомин В. (1972). В краю соловьином. «Правда», 20 июля.

Центрально-Черноземный государственный заповедник им. проф. В. В. Алехина.

Получено 24 VII 1975.

УДК 002.704.31 : 727.65 : 58.006 (477.75)

В. М. Косых

ГЕРБАРИЮ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА 60 ЛЕТ

V. M. KOSYKH. SIXTY YEARS OF THE HERBARIUM OF THE STATE NIKITSK BOTANICAL GARDEN

В 1974 г. исполнилось 60 лет со времени основания Гербария в Никитском ботаническом саду. Создание Гербария предусматривалось еще планом основателя сада — Х. Х. Стевена; однако нет никаких сведений о том, что было предпринято для этого при Х. Х. Стевене и его преемнике Н. Гартвисе (Малеев, 1930). Следует заметить, что весь свой богатейший гербарий, послуживший документальной основой к написанию первой сводки по флоре Крыма «Verzeichniss», Стевен в 1860 г. передал университету города Хельсинки (Станков, 1940), где он хранится и в настоящее время. По данным Кукконена и Вильяма (цит. по: А. К. Скворцов, 1973), он насчитывает 22 000 видов из Крыма и других областей России, а также из-за рубежа и содержит предположительно 75 000 листов.

Официально датой основания Гербария считается вторая половина 1914 г. В июле 1914 г. на должность ботаника Сада был приглашен Е. В. Вульф. В это время в связи с включением в план Ботанического кабинета (организованного при Лаборатории физиологии) вопросов систематики и изучения флоры Крыма появилась необходимость в создании Гербария.

В основу Гербария была положена небольшая коллекция Н. К. Срединского из Крыма и южной России, хранившаяся в то время в Музее сада, и «Flora Ingrica exsiccata Meinhausena» (всего 500 листов); затем к ним были присоединены сборы Е. В. Вульфа, и к 1 января 1915 г. Гербарий насчитывал 1500 листов.

В июне 1915 г. директором Сада назначается известный систематик и ботаникогеограф Н. И. Кузнецов. В конце 1915 г. Ботанический кабинет был выделен в самостоятельную единицу и стало проводиться планомерное изучение флоры и растительности Крыма (Рубцов, 1968). Н. И. Кузнецов и Е. В. Вульф принимают все меры к налаживанию обмена с другими ботаническими учреждениями России и отдельными коллекционерами. К январю 1916 г. Гербарий насчитывал уже 4500 листов.

Дальнейшее пополнение Гербария осуществлялось путем планомерных сборов в различных районах Крыма, но главным образом в западной его части и на восточных яйлах от Чатырдага до Караби-яйлы. Одновременно велся интенсивный обмен с другими ботаническими садами и частными лицами. Некоторые коллекции были приобретены за деньги. Согласно отчету Е. В. Вульфа (1919), к началу 1919 г. Гербарий Сада насчитывал уже более 24 500 листов, в том числе Крымского гербария 15 837 и Общего — 8695 листов. В состав Крымского гербария входили коллекции Е. В. Вульфа по восточным яйлам Крыма (около 2000 листов), К. Л. Гольде и В. Н. Дмитриева (более 300 лл.), В. М. Спиро из окрестностей Симферополя (около 150 лл.), В. Ф. Нейенкирхена из Южного Крыма (около 350 лл.), В. Г. Андреева из Северного Крыма (около 5000 лл.), Естественно-исторического музея Таврического губернского земства (более 800 лл.), Ботанического музея Академии наук (более 1000 лл.) и сборы сотрудников Ботанического кабинета Сада за 1915—1918 гг. (около 5000 лл.).

В Общем гербарии были представлены коллекции А. Н. Петунникова из Московской и Бакинской губерний (около 600 лл.), Н. И. Кузнецова с Кавказа (около 500 лл.), П. Н. Крылова с Алтая и Кавказа (более 1000 лл.), Ю. Н. Воронова с Кавказа (около 2000 лл.), Д. П. Сырейщикова из Московской губернии (около 600 лл.), дублеты гербариев из Сибири Петроградского ботанического сада (более 500 лл.) и Ботанического музея Академии наук (более 2500 лл.). В это же время начал создаваться Гербарий культурной флоры, в основном видов, культивируемых в Саду. Таким образом, Н. И. Кузнецов будучи директором Сада создал условия для проведения систематических и ботанико-географических исследований, а Е. В. Вульф умело и с большой энергией развил весь комплекс этих исследований (Станков, 1947).

Несмотря на трудности, вызванные гражданской войной, Гербарий продолжал пополняться и в 1921 г. был выделен в самостоятельный отдел с постоянным штатом в 3 единицы. За 1920—1921 гг. он пополнился ценными коллекциями И. В. Ванькова (около 4000 лл.), Г. И. Грабовского (более 3000 лл.) и Н. П. Партанского (3000 лл.). К 1922 г. Гербарий насчитывал уже 40 324 листа (Станков, 1922). Гербарий Сада стал весьма полным документальным материалом по флоре Крыма и приобрел большую научную ценность. На основании Гербария Вульф приступил к созданию «Флоры Крыма». На протяжении четырех лет (1927—1930) им было опубликовано три выпуска «Флоры».

В 1919 г. Вульф оставил свою непосредственную работу в Саду, а начатое им дело продолжили С. С. Станков, В. П. Малеев, В. Ф. Васильев и другие ботаники. Сам Вульф почти ежегодно посещал Сад и руководил всеми крупными начинаниями.

Большое участие в создании Гербария принимал С. С. Станков. Кроме короткого периода его непосредственной работы в Саду (1917—1922 гг.), он и все последующие годы не терял связи с ним, став консультантом Ботанического отдела и редактором последующих выпусков «Флоры Крыма».

Следующий этап в развитии ботанических исследований начался с приходом в Сад известного ботаника В. П. Малеева. За время его деятельности в Крыму (с 1927 по 1930 г.) из Общего гербария был выделен Кавказский гербарий. Большое внимание было уделено накоплению материалов по северо-западной части Кавказа (Таманскому полуострову и кавказской части Крымско-Новороссийской провинции), изучение которой являлось непосредственной задачей Ботанического отдела Сада (Малеев, 1930). Весьма ценными в Кавказском гербарии были дублеты Е. В. Шифферс-Рафалович, а также сборы Ю. Н. Воронова, Н. А. Буша, А. А. Гроссгейма и П. Н. Крылова.

Одновременно шло интенсивное пополнение Крымского гербария сборами его сотрудников: Н. М. Черновой, В. Ф. Васильева, Т. С. Цыриной. Был налажен обмен с такими учреждениями, как Главный ботанический сад, Тифлисский ботанический сад, Средне-Азиатский университет, Естественно-исторический музей в Вене, Ботанический институт в Коимбре, Ботанический музей в Турине. В Гербарий к тому времени поступили материалы Н. М. Зеленецкого из Крыма, Молдавии, Одессы (около 9000 лл.) и ценная коллекция С. А. Дзевановского. С 1930 по 1938 г. Гербарий был доведен до 65 358 листов (Чернова, 1938).

В 1944 г. крымская и кавказская коллекции были вывезены в Германию. Большая заслуга в возвращении Саду этих бесценных коллекций принадлежит А. С. Коверге, бывшему тогда директором Сада. В апреле 1945 г. он отправился на розыски увезенных коллекций и после долгих поисков обнаружил гербарий в с. Бонгене, недалеко от Берлина, брошенный под открытым небом. Им были приняты меры для организации немедленной охраны коллекций и отправки их в Сад (Станков, 1947).

В послевоенные годы Крымский гербарий значительно пополнился сборами Н. М. Черновой с западных яйл и Л. А. Приваловой с восточных яйл, а также многочисленными сборами Б. М. Зефирова из различных районов Крыма. Кроме того, в 1956 г. Саду были переданы коллекции бывшего Крымского филиала АН УССР, в результате чего Гербарий резко увеличился; инсерация этих коллекций была закончена к 1962 г. По данным К. П. Попова (1962), в основные фонды было инсерировано 17 318 листов (табл. 1).

С 1955 г., с приходом в Сад Н. И. Рубцова, было организовано геоботаническое изучение всей территории Крымского полуострова и Гербарий начал пополняться сборами И. Н. Котовой, Л. Н. Слизик, В. М. Косых, И. В. Крюковой, С. К. Кожевниковой,

ТАБЛИЦА 1

Пополнение гербария коллекциями бывшего Крымского филиала АН УССР

	Место сбора	Число листов	Коллекторы
Коллекция Краеведческого музея и Крымского филиала АН УССР	Степные районы и предгорья Крыма	6489	А. С. Дойч, Т. С. Цырина, Н. М. Чернова, И. Л. Крылова, И. Ф. Новосельцева и др.
Сборы А. А. Янаты и И. К. Бойко	Запорожская обл. и Крым (Присивашье)	1965	
Сборы Крымской партии водных изысканий	Крымские яйлы	2170	А. А. Яната, П. В. Крыжевский, К. Ф. Левандовский, А. Заболотский
Коллекция Н. А. Казанского и его сыновей	Центральная Россия, Крым, Кавказ, п-ов Канин, Средняя Азия, Забайкалье	4557	П. Н. Крылов, С. И. Коржинский, М. М. Григорьев, А. Э. Юнге, Т. Юринский и др.
Коллекция Карадагской биологической станции	Новый Свет, Карадаг, Восточный Крым	2137	В. Н. Вучетич, В. Н. Сарандинаки, Д. П. Сырейщиков

Л. В. Махаевой и Г. П. Рындиной. Кавказская коллекция значительно пополнилась сборами Н. И. Рубцова и Л. А. Приваловой из Западного Закавказья.

Начиная с 1960 г. Н. И. Рубцовым был организован интенсивный обмен с ботаническими учреждениями СССР. Были получены интересные коллекции из ботанических учреждений Болгарии, Румынии, Чехословакии, Англии, США и других стран. В целях сохранности основного фонда был организован Справочный гербарий, в котором представлено большинство крымских видов. Кроме того, на весь Крымский гербарий составлен каталог.

В настоящее время Гербарий насчитывает более 107 000 листов (табл. 2).

Состав Крымского гербария представлен в табл. 3 и 4.

ТАБЛИЦА 2

Рост коллекций с 1962 по 1974 г.

Годы	Гербарии						
	крымский	кавказский	общий	культурный	обменный	справочный	всего
1962	48843	7519	26374	4050	4000	—	90786
1970	52794	8104	28466	4085	6782	2700	102931
1974	54421	8104	29081	4386	8300	3202	107495

Коллекция мхов представлена немногочисленными сборами В. Чернова, Н. М. Зеленецкого, Н. М. Черновой, Е. В. Вульфа, более поздними сборами Л. Я. Партыки и некоторых других коллекторов. Коллекция лишайников очень незначительна и состоит лишь из старых сборов А. А. Бруттана, В. Чернова, Н. М. Зеленецкого и более поздних сборов А. Н. Окснера и В. П. Савича. Водоросли представлены коллекцией К. Декенбаха. Отсутствие роста коллекций мхов, лишайников, водорослей и грибов объясняется тем, что в составе Сада никогда не было специалистов по низшим растениям.

К 150-летию Никитского ботанического сада, в 1962 г., Гербарий был переведен в просторное помещение и размещен в новых удобных шкафах, изготовленных по специальному заказу.

ТАБЛИЦА 3

Состав Крымского гербария по группам растений

Группа растений	Число	
	видов	листов
Сосудистые растения	2210 *	54421
Мхи	153	204
Лишайники	70	107
Водоросли	140	335
Грибы	3	3

* В указанную цифру не включены «мелкие виды», часто не выделенные в Гербарии; вместе с ними во флоре Крыма насчитывается около 2400 видов (Определитель высших растений Крыма, 1972).

В Гербарии хранятся типы следующих видов: *Crataegus ceratocarpa* Kossych, *C. pojarkoviae* Kossych, *C. stankovii* Kossych, *Galium braunii* Zelen., *Campanula komarovii* Maleev, *Helictotrichon tauricum* Procud., *Melica monticola* Procud., *Onobrychis jailae* Tschern., *Rosa tschatyrdagii* Chrshan., *Scabiosa praemontana* Priv., *Silene jailensis* N. Rubtz., *Sorbus dualis* Zinserl. var. *taurica* K. Popov, *Stachys heterodonta* Zefir.; изотипы: *Caragana scythica* (Kom.) Pojark., *Anemone kusnetsowii* G. Woron., *Sorbus pseudolatifolia* K. Popov.

В последние годы Гербарий пополнился такими редкими видами, как *Tulipa koktebelica* Junge, *Colchicum ancyrense* B. L. Burtt., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Aegopodium podagraria*[1] L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim*., *Ranunculus auricomus* L., *Bellis sylvestris* Cyr., *Cotoneaster melanocarpus* Lodd.* Найдены новые для флоры Крыма виды: *Impatiens noli-tangere* L., *Euonymus nana* L. Значительно пополнился Гербарий новыми адвентивными видами (главным образом по сборам С. К. Кожевниковой), не приводившимися ранее для Крыма: *Erysimum cheiranthoides* L., *Roripa palustris* (Leyss.) Bess., *Euphorbia peplis* L., *Abutilon theophrastii* Medik., *Datura innoxia* Mill., *D. tatula* L., *Ambrosia artemisifolia* L., *Cyclachaena xantifolia* (Nutt.)

[1] Виды, редкие для Крыма.

ТАБЛИЦА 4

Состав Крымского гербария по семействам

№ п. п.	Семейство	Видов	Листов	№ п. п.	Семейство	Видов	Листов
1	*Ophioglossaceae*	2	41	55	*Juncaceae*	16	305
2	*Polypodiaceae*	22	725	56	*Juncaginaceae*	1	23
3	*Equisetaceae*	4	109	57	*Lamiaceae*	134	3527
4	*Cupressaceae*	5	409	58	*Lauraceae*	1	3
5	*Pinaceae*	4	129	59	*Lemnaceae*	1	5
6	*Taxaceae*	1	62	60	*Liliaceae*	70	1777
7	*Ephedraceae*	1	71	61	*Linaceae*	13	452
8	*Aceraceae*	4	169	62	*Loranthaceae*	2	61
9	*Alismataceae*	2	58	63	*Lythraceae*	4	70
10	*Amaranthaceae*	9	157	64	*Malvaceae*	18	299
11	*Amaryllidaceae*	3	65	65	*Monotropaceae*	1	23
12	*Anacardiaceae*	3	180	66	*Moraceae*	6	58
13	*Apocinaceae*	2	72	67	*Oleaceae*	9	272
14	*Araceae*	3	51	68	*Onagraceae*	11	177
15	*Araliaceae*	1	48	69	*Orchidaceae*	51	1363
16	*Aristolochiaceae*	1	40	70	*Orobanchaceae*	16	148
17	*Asclepiadaceae*	9	251	71	*Oxalidaceae*	1	12
18	*Asteraceae*	255	5268	72	*Papaveraceae*	22	511
19	*Berberidaceae*	2	71	73	*Plantaginaceae*	8	233
20	*Balsaminaceae*	1	7	74	*Plumbaginaceae*	7	367
21	*Betulaceae*	5	278	75	*Poaceae*	172	4201
22	*Boraginaceae*	48	1511	76	*Polygalaceae*	4	208
23	*Brassicaceae*	135	3203	77	*Polygonaceae*	30	417
24	*Butomaceae*	1	12	78	*Portulacaceae*	1	12
25	*Cactaceae*	1	1	79	*Potamogetonaceae*	10	71
26	*Callitrichaceae*	2	5	80	*Primulaceae*	16	439
27	*Campanulaceae*	11	331	81	*Pyrolaceae*	6	70
28	*Capparaceae*	2	56	82	*Ranunculaceae*	54	1522
29	*Caprifoliaceae*	7	138	83	*Resedaceae*	1	102
30	*Caryophyllaceae*	73	2085	84	*Rhamnaceae*	4	150
31	*Celastraceae*	3	114	85	*Rosaceae*	117	3551
32	*Ceratophyllaceae*	2	2	86	*Rubiaceae*	35	1170
33	*Chenopodiaceae*	46	896	87	*Rutaceae*	4	157
34	*Cistaceae*	9	276	88	*Salicaceae*	11	165
35	*Convolvulaceae*	12	308	89	*Santalaceae*	2	68
36	*Cornaceae*	2	178	90	*Saxifragaceae*	2	106
37	*Crassulaceae*	9	195	91	*Scrophulariaceae*	81	2014
38	*Cucurbitaceae*	2	36	92	*Simaroubaceae*	1	6
39	*Cuscutaceae*	10	124	93	*Solanaceae*	16	291
40	*Cyperaceae*	57	851	94	*Sparganiaceae*	2	27
41	*Dioscoreaceae*	1	19	95	*Tamaricaceae*	4	65
42	*Dipsacaceae*	16	520	96	*Thymelaeaceae*	3	35
43	*Ericaceae*	2	22	97	*Tiliaceae*	3	64
44	*Euphorbiaceae*	32	812	98	*Typhaceae*	3	27
45	*Fabaceae*	205	5146	99	*Ulmaceae*	7	134
46	*Fagaceae*	6	356	100	*Umbelliferae*	93	1755
47	*Frankeniaceae*	3	59	101	*Urticaceae*	6	104
48	*Gentianaceae*	9	162	102	*Valerianaceae*	18	288
49	*Geraniaceae*	17	631	103	*Verbenaceae*	4	48
50	*Globulariaceae*	1	6	104	*Violaceae*	14	447
51	*Haloragaceae*	2	8	105	*Vitaceae*	2	45
52	*Hydrophyllaceae*	1	12	106	*Zosteraceae*	2	5
53	*Hypericaceae*	8	206	107	*Zygophyllaceae*	5	156
54	*Iridaceae*	11	272				
					Итого	2210	54 421

Fresen., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dan., *Galinsoga parviflora* Cav., *Phytolacca americana* L. и новыми для флоры СССР: *Amaranthus cruentus* L. и *A. hybridus* L. (Кожевникова, Рубцов, 1971).

Крымский гербарий является незаменимым справочником по флоре, географии, экологии и фенологии крымских растений. На основе его материалов в 1969 г. было закончено издание «Флоры Крыма». После смерти Е. В. Вульфа это издание готовилось к печати под общим руководством и редакцией С. С. Станкова, а с 1962 г. — Н. И. Рубцова. Кроме ботаников Сада , в составлении «Флоры Крыма» принимали участие многие известные флористы: Б. К. Шишкин, С. В. Юзепчук, А. И. Пояркова, А. Г. Борисова, Ю. Н. Прокудин, Н. Н. Цвелев, В. Г. Хржановский и другие, а из зарубежных

ботаников — Р. Гёрц (R. Goerz). В критической обработке видового состава флоры Крыма участвовали 28 специалистов по различным группам растений (Рубцов, Привалова, 1970).

Общий гербарий насчитывает более 29 000 листов отечественных и зарубежных материалов. Они получены в порядке обмена из разных ботанических учреждений нашей страны и многих стран Европы, Северной и Южной Америки, Африки, Азии и Австралии. Большое число листов получено из Чехословакии, Болгарии, Румынии, Италии, Португалии, США, Израиля и других стран. Значительное число дублетов получено из Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (Попов, 1962). За последнее десятилетие Общий гербарий пополнился видами из сопредельных с Крымом территорий, полученными из Болгарии, Румынии, Чехословакии. Кроме того, получены ценные материалы по флоре Турции из Англии. Интересные материалы поступили из Национального арборетума США.

Кавказский гербарий насчитывает 8104 листа. Хотя он далеко не полно представляет флору Кавказа и в последнее время мало пополняется в связи с завершением работ по сопоставлению флор Крыма и Западного Закавказья (Рубцов, Привалова, 1961), в нем имеются ценные справочные материалы. Это эксикаты «Флоры Кавказа» Н. И. Кузнецова, А. А. Гроссгейма, Б. К. Шишкина, личные сборы Н. А. Буша, Ю. Н. Воронова, П. Н. Крылова, а также сборы Е. В. Вульфа и В. П. Малеева, Н. И. Рубцова и Л. А. Приваловой, внесших большой вклад в решение вопросов родства флор Крыма и Кавказа (Вульф; 1926; Малеев, 1931; Рубцов, Привалова, 1961).

Гербарий культурной флоры состоит из 4386 листов декоративных и плодовых деревьев и кустарников, растущих в дендрарии Сада или на его коллекционных участках, а также испытывавшихся в интродукционных питомниках. В посдение годы он пополнился сборами К. Ф. Костиной по родам *Prunus* и *Armeniaca*.

Обменный фонд Крымского гербария насчитывает 8300 листов. В нем представлены растения 98 семейств, включающих 1443 вида.

ЛИТЕРАТУРА

В у л ь ф Е. В. (1919). Отчет о научной деятельности ботанического кабинета Никитского сада за 1914—1919 гг. — В у л ь ф Е. В. (1926). Происхождение флоры Крыма. Зап. Крым. общ. естествоисп. и любит. природы, 9. — К о ж е в н и к о в а С. К., Н. И. Р у б ц о в. (1971). Опыт биоэкологического и географического анализа адвентивной флоры Крыма. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 54. — М а л е е в В. П. (1930). Гербарий Никитского ботанического сада (1914—1929). Зап. Гос. Никитск. опытн. бот. сада, 11, 2. — М а л е е в В. П. (1931). Растительность района Новороссийск—Михайловский перевал и ее отношение к Крыму. Зап. Гос. Никитск. опытн. бот. сада, 13, 2. — О п р е д е л и т е л ь высших растений Крыма. (1972).— П о п о в К. П. (1962). Краткая история и современное состояние гербария Никитского ботанического сада. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 37. — Р у б ц о в Н. И. (1968). Крымский период жизни и научной деятельности профессора Н. И. Кузнецова. Уч. зап. Тартуск. гос. унив., 8. — Р у б ц о в Н. И., Л. А. П р и в а л о в а. (1961). Опыт сопоставления флор горного Крыма и западного Закавказья. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 35. — Р у б ц о в Н. И., Л. А. П р и в а л о в а. (1970). К итогам таксономической обработки флоры Крыма. Бот. ж., 55, 6. — С к в о р ц о в А. К. (1973). Публикации о гербариях Финляндии. Бот. ж., 58, 4. — С т а н к о в С. С. (1922). Отчет о научной деятельности Гербария Никитского ботанического сада за 1920—1921 гг. Бюлл. Герб. Никитск. бот. сада, 1. — С т а н к о в С. С. (1940). Х. Х. Стевен. — С т а н к о в С. С. (1947). Полуторавековые итоги изучения растительного покрова Крыма. Советский Крым, 5. — Ч е р н о в а Н. М. (1938). Краткие итоги работ Никитского ботанического сада (1812—1938).

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 18 IV 1975.

Vol. LXI № 4

April, 1976

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ



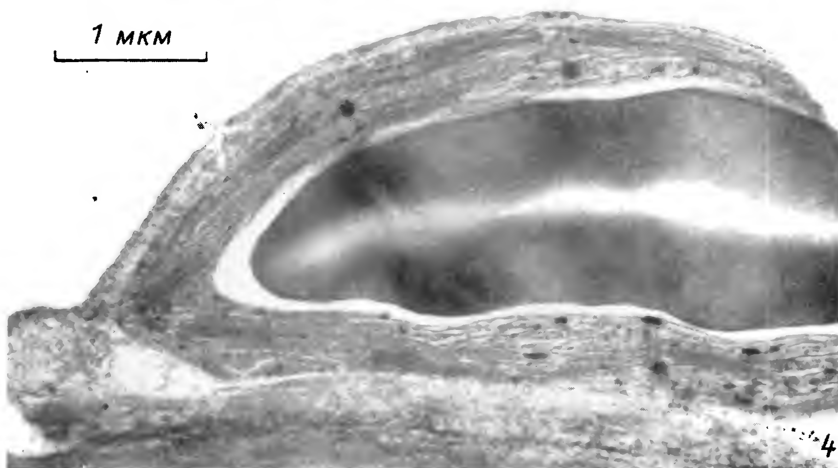


Рис. 3. Устьице *Cephalotaxus drupacea* Siebold et Zucc. на полярном поперечном срезе.

Рис. 4. Хлоропласт мезофилла *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze.

К стр. 453.

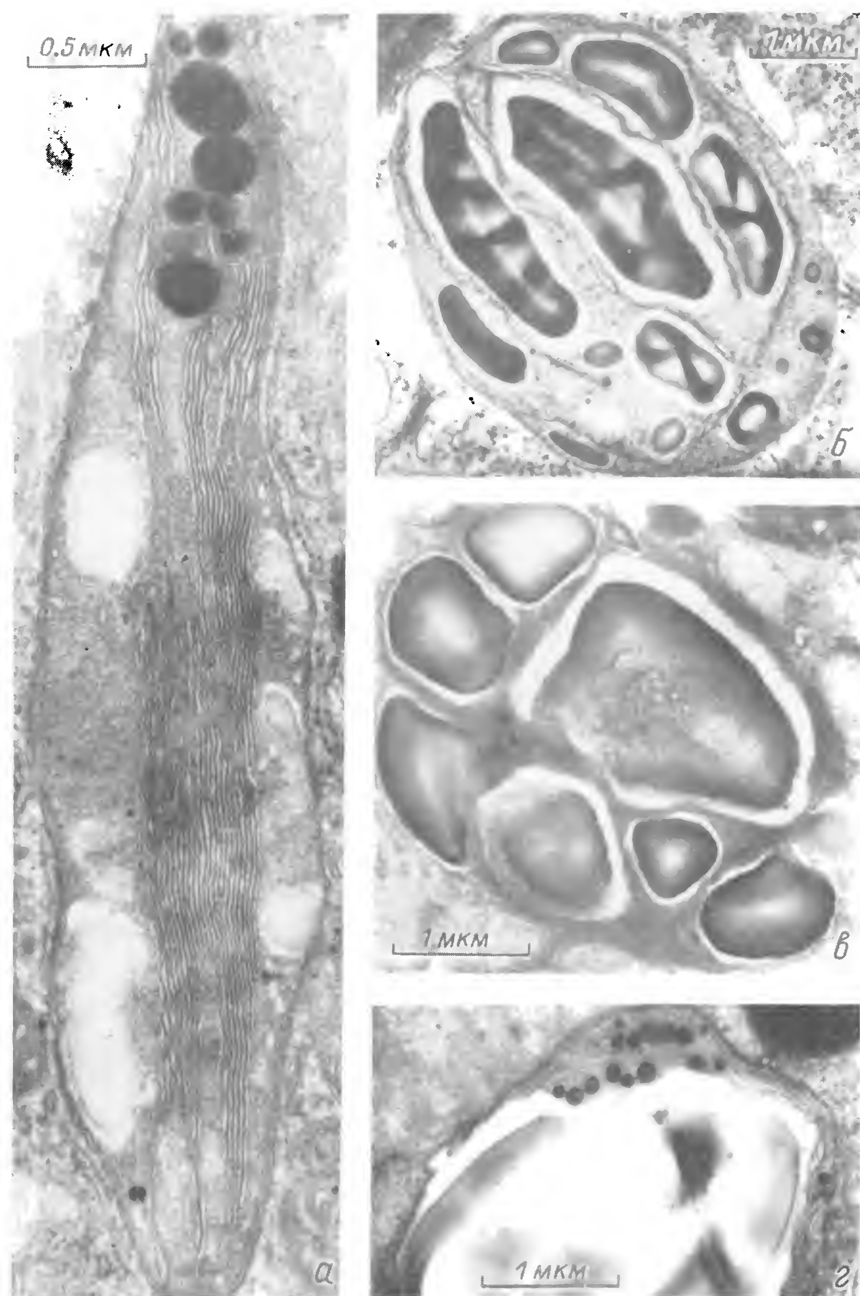


Рис. 5. Хлоропласты замыкающих (*а*, *б*, *в*) и побочной (*г*) клеток устьиц.

а — *Stangeria eriopus* (Kuntze) Nash, *б* — *Ephedra procera* Fisch. et C. A. Mey., *в* — *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, *г* — *Taxus baccata* L.

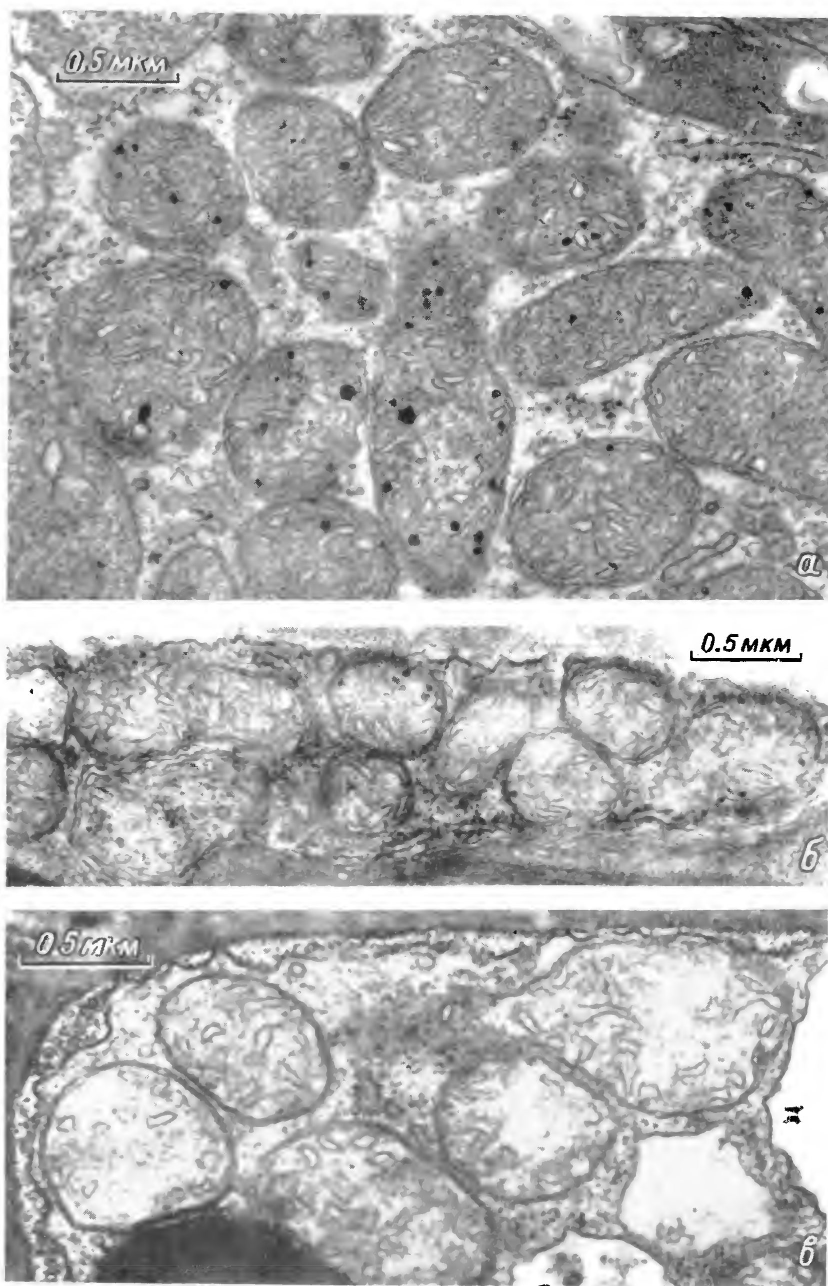
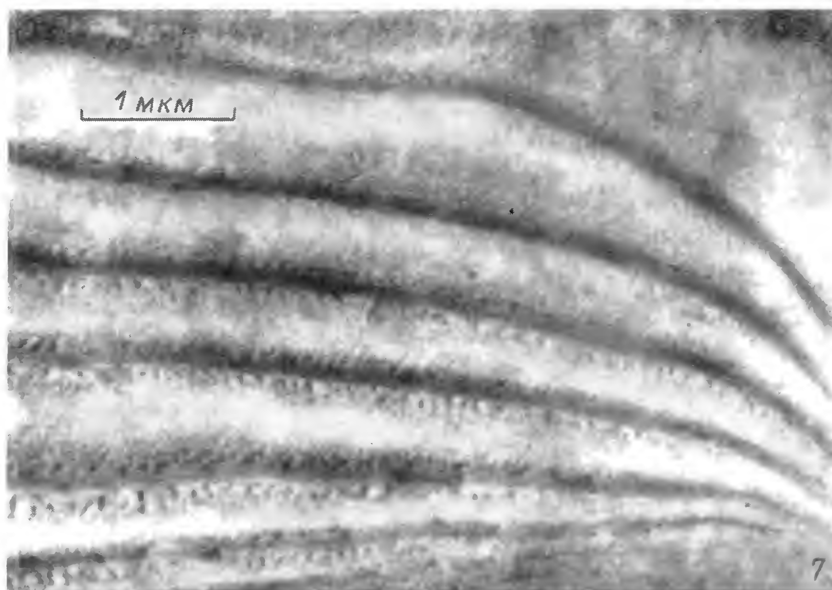
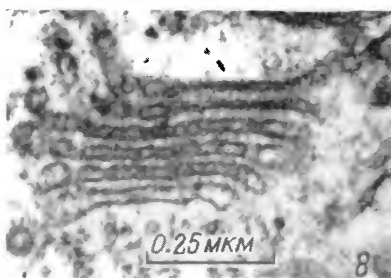


Рис. 6. Митохондрии замыкающих клеток.

а — *Stangeria eriopus* (Kuntze) Nash; *б* — *Agathis obtusa* Mast.; *в* — *Thujopsis dolabrata* (L. f.) Siebold et Zucc.

К стр. 456.





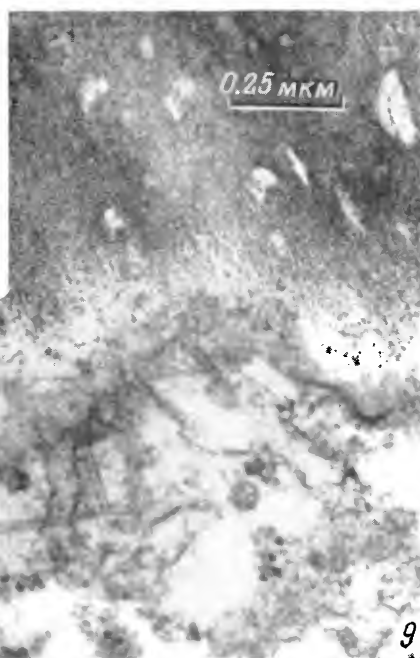


Рис. 7. Фрагмент спинной стенки замыкающей клетки устьица *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze на медианном поперечном срезе.

Рис. 8. Диктиосома в замыкающей клетке *Stangeria eriopus* (Kuntze) Nash.

Рис. 9. Микротрубки замыкающей клетки *Ginkgo biloba* L.

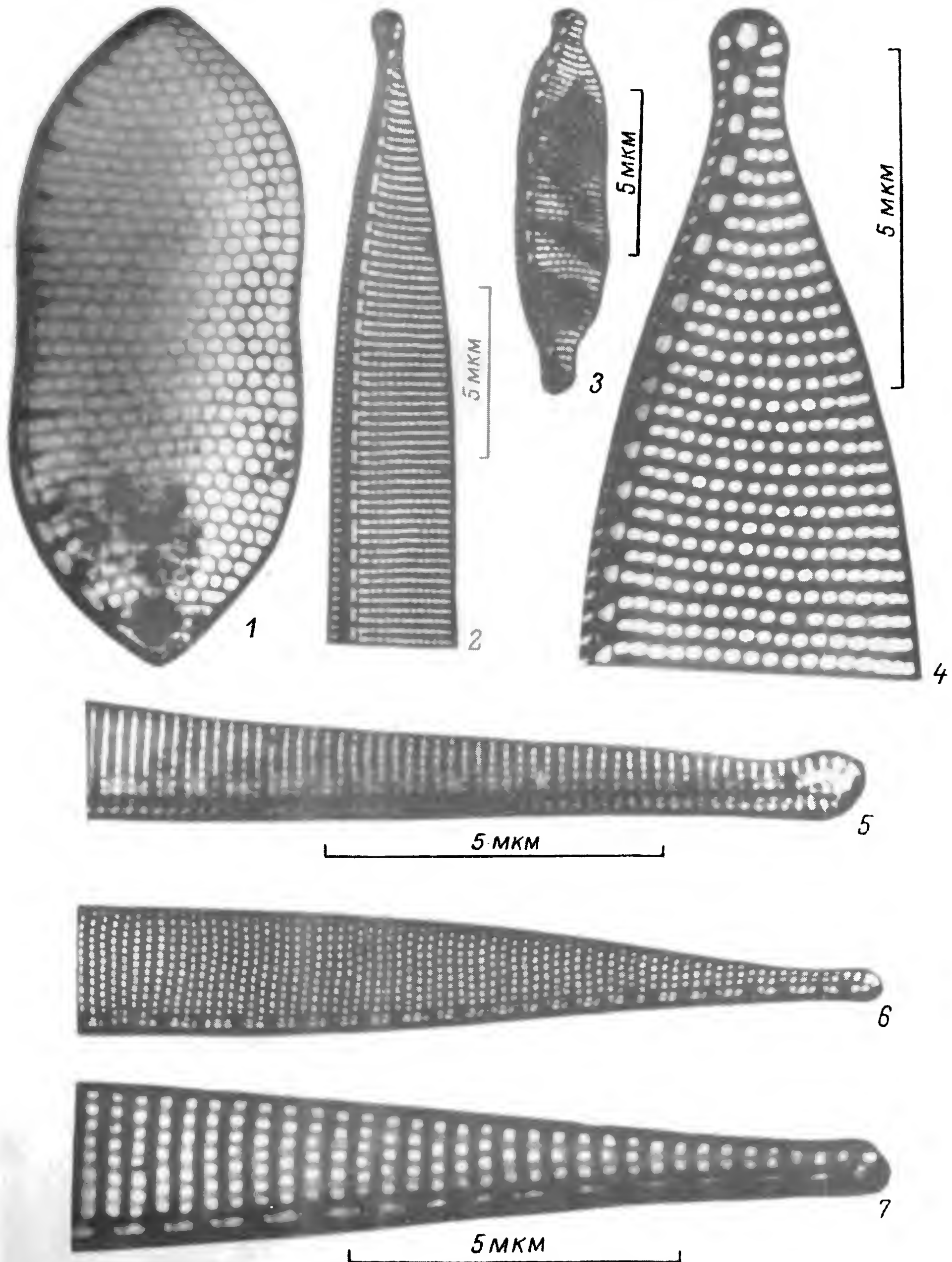


Таблица I

1 — створка *Nitzschia constricta* f. *parva*; *2* — конец створки *N. sublinearis*; *3* — створка *N. microcephala*; *4—7* — концы створок *N. amphicephala*, *N. denticula* var. *baicalensis*, *N. hustedtii*, *N. liebetruthii*.

К стр. 545.

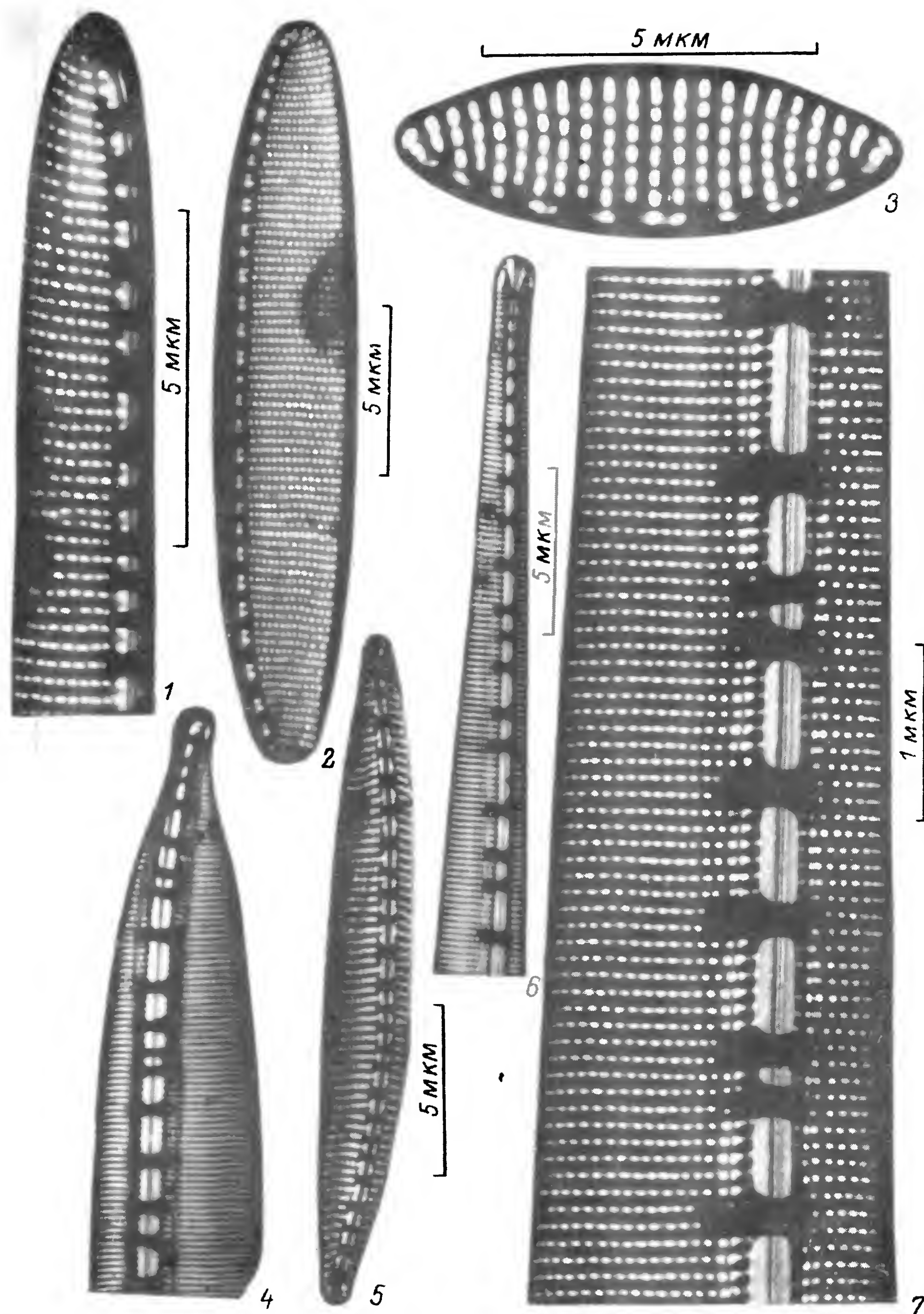


Таблица II

1 — конец створки *Nitzschia communis* var. *minuta*; *2—3* — створки *N. communis* и *N. communis* var. *abbreviata*; *4* — часть створки со швом *N. dissipata*; *5* — створка *N. angularis* var. *affinis*; *6* — конец створки*N. acuta*; *7* — фрагмент шва *N. acuta*.

К стр. 545

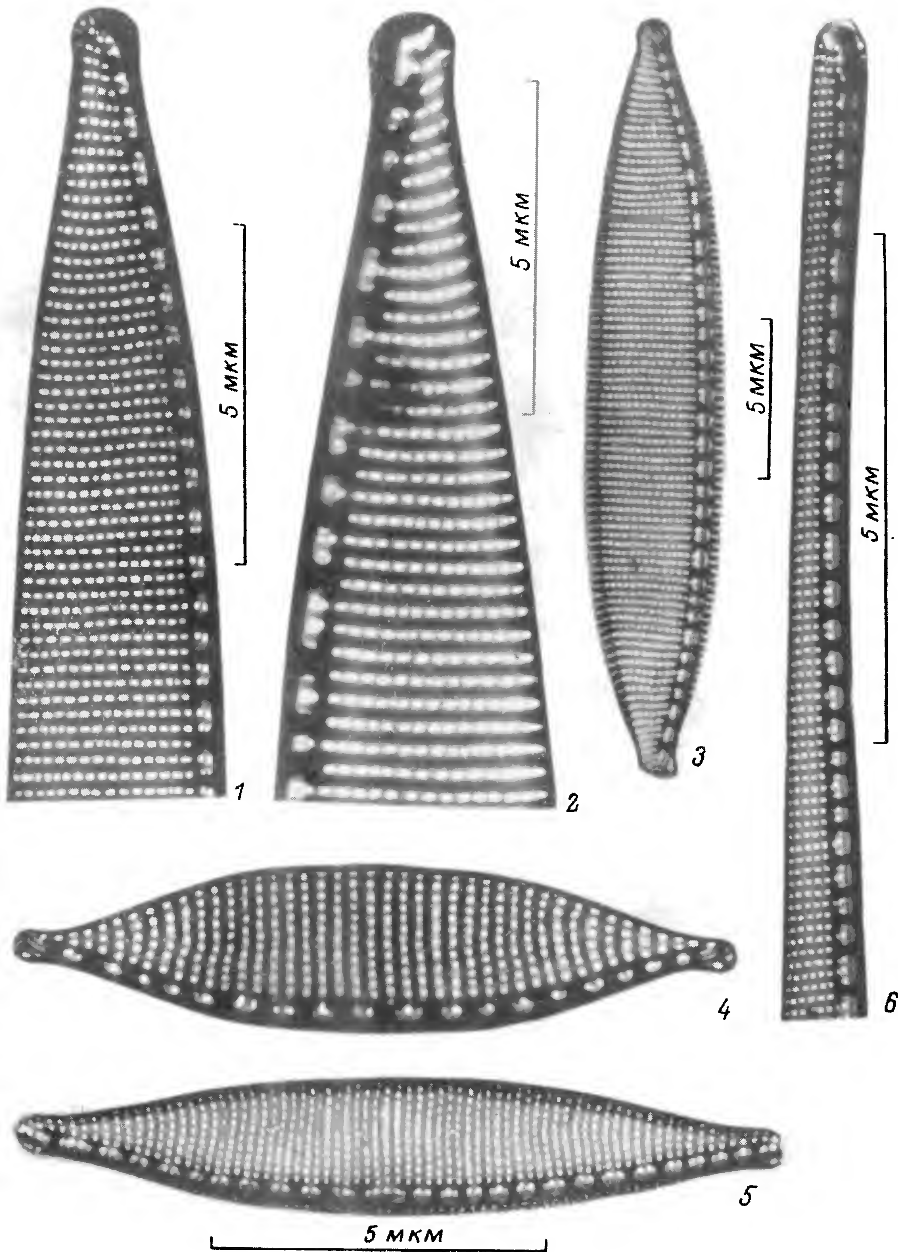


Таблица III

1—2 — концы створок *Nitzschia palea* var. *palea* и *N. palea* var. *capitata*; *3* — створка *N. palea* var. *minuta*; *4—5* — целые створки *N. kuetzingiana* var. *kuetzingiana* и *N. kuetzingiana* var. *exilis*; *6* — конец створки *N. acicularis*.

К стр. 545.

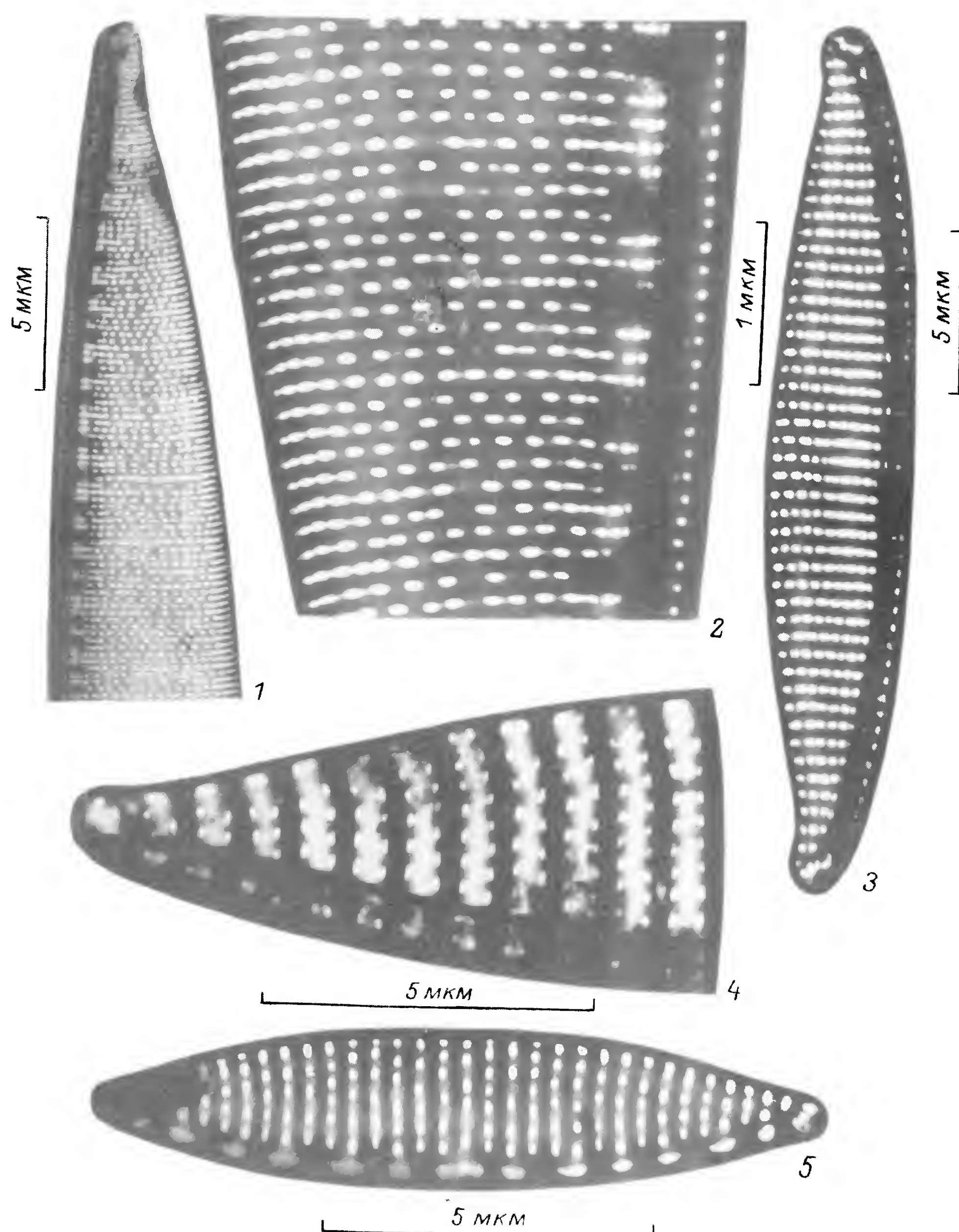


Таблица IV

1 — конец створки *Nitzschia aguaea*, *2* — фрагмент структуры *N. aguaea*, *3* — створка *N. angustata*, *4* — конец створки *N. seriata*, *5* — створка *N. frustulum*.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 18-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Ж. Д. Андронова* и *Л. В. Субботина*

Сдано в набор 6/I 1976 г. Подписано к печати 16/III 1976 г. Формат бумаги 70×108 1/16.
Печ. л. 9 + 4 вкл. (1/2 печ. л.)=13.3 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15,33. Тип. зак. 882.
М-37125. Тираж 2700.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс 70056